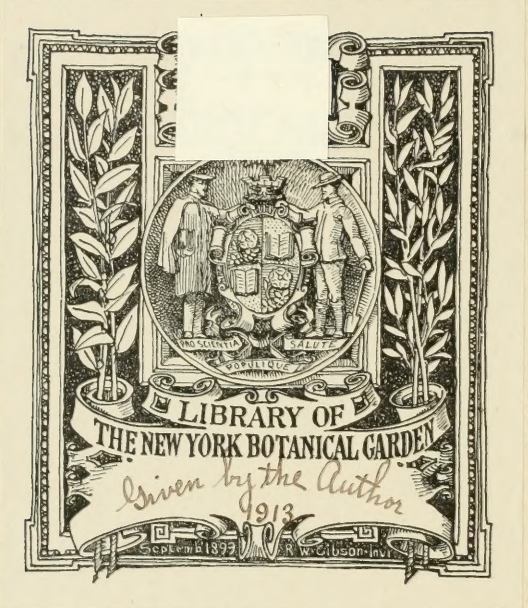

LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
Given by the Author
1913
September 1897
R. W. Gibson, Jnvt.

An die Bibliothek
des New York Botanic

KUNGL. SVENSKA VETENSKAPSAKADEMIENS HANDLINGAR. Band 50. N:o 1.

UNTERSUCHUNGEN

ÜBER DEN

BLÜTENBAU DER PAPAVERACEEN

VON

SV. MURBECK

MIT 28 TAFELN UND 39 TEXTFIGUREN

VORGELEGT AM 5. JUNI 1912

UPPSALA & STOCKHOLM. ALMQVIST & WIKSELLS BOKTRYCKERI-A.-B.

BERLIN	LONDON	PARIS
R. FRIEDLÄNDER & SOHN	WILLIAM WESLEY & SON	LIBRAIRIE C. KLINCKSIECK
11 CARLSTRASSE	28 ESSEX STREET. STRAND	11 RUE DE LILLE

KUNGL. SVENSKA VETENSKAPSAKADEMIENS HANDLINGAR. Band 50. N:o 1.

UNTERSUCHUNGEN

ÜBER DEN

BLÜTENBAU DER PAPAVERACEEN

VON

SV. MURBECK

MIT 28 TAFELN UND 39 TEXTFIGUREN

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

VORGELEGT AM 5. JUNI 1912

UPPSALA & STOCKHOLM
ALMQVIST & WIKSELLS BOKTRYCKERI-A.-B.
1912

QL122
.A1h
M18

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Einleitung.

In der vorliegenden Arbeit habe ich versucht, den Blütenbau der Papaveraceen zu ermitteln und in Verbindung damit die Stellung der betreffenden Familie zu den übrigen *Rhoeadales* etwas genauer aufzuklären; zugleich war ich bemüht, die Verwandtschaftsverhältnisse der *Rhoeadales*-Reihe und soweit möglich auch ihre phylogenetische Entwickelung zu beleuchten.

Besonders galt es hierbei, den Bau des Androeceums innerhalb der Unterfamilie *Papaveroideae* zu erforschen. Den bisher vorliegenden Untersuchungen zufolge, über die unter den einzelnen Gattungen genauer berichtet wird, sollte das Androeceum hier recht komplizierte Verhältnisse aufweisen. So hat man bei sehr starker Polyandrie bloss konstatieren können, dass die Androecealglieder in aufsteigender Folge angelegt werden, und wo man geglaubt hat, eine bestimmte Anordnung beobachtet zu haben, hat man in der Regel das Androeceum aus zahlreichen Quirlen aufgebaut gefunden, welche sich ausserdem nicht mit den Perianthwirteln isomer zeigten, sondern höhere und noch dazu recht wechselnde Zahlen aufwiesen. Um ein paar Beispiele anzuführen, hat Benecke (1882), der die eingehendsten Untersuchungen über die betreffende Unterfamilie ausführte, bei den folgenden Gattungen das Androeceum nach den Formeln aufgebaut gefunden: *Eschscholtzia* $4 + .4^2. + 6 + 6 + 6$; *Chelidonium* $4 + 4 + 8 + 6$; *Papaver* $4^2 + 4^2 + \ldots$. etc. Durch einen solchen Bauplan, der mit sich führt, dass auf die dimeren Perianthquirle ein tetramerer Staminalquirl folgt, dessen einfache oder verdoppelte Glieder ihren Platz in den vier Kronblattinterstitien haben, würden offenbar die *Papaveroideae* wesentlich von den übrigen Papaveraceen-Gruppen abweichen. Da nun dies wenig natürlich erscheinen muss, war man zunächst geneigt, diese Gruppen zu einer besonderen Familie, *Fumariaceae*, zusammenzustellen, und im übrigen hat man versucht, sich die soeben erwähnten Zahlen- und Stellungsverhältnisse im Androeceum in allerlei verschiedener Weise zu erklären. Benecke selbst denkt sich also (1882, 374) die Verkürzung des Internodiums zwischen dem äusseren und inneren Kronenquirl als hinreichende Veranlassung für den Beginn des Androeceums mit vier diagonal gestellten Gliedern, und Goebel (1901, 709) sieht in der Ausdehnung der Blütenachse in transversaler Richtung die Ursache dafür, dass bei *Eschscholtzia* auf diesen ersten Quirl ein sechszähliger mit vier medianen und zwei transversalen Staubblättern folgt; Čelakovský hingegen (1895, 54) erklärt die Polycyklie und Pleiomerie des Androeceums als direkt von den *Polycarpicae* vererbt.

Given by THE AUTHOR.

Da weder die eine noch die andere Erklärungsweise befriedigend erschien, stellte es sich als notwendig heraus zu untersuchen, ob die vorliegenden Angaben über die topographische Anordnung und Anlegungsfolge der Staubblätter wirklich zuverlässig seien. Es ergab sich nun, dass dies bloss selten der Fall war. Besonders war es augenscheinlich, dass sich die vier ältesten Staubblätter nicht mit Recht in die Kronblattinterstitien verlegen lassen, sondern dass sie statt dessen Paare innerhalb der äusseren Petalen bilden, sowie auch dass die darauf folgenden eine entsprechende Stellung zu den inneren Kronblättern einnehmen. Schon hierdurch war offenbar die Grundlage für die Auffassung, dass Pleiomerie im Androeceum herrscht, erschüttert. Zugleich stellte es sich aber heraus, dass sich selbst reichgegliederte Androeceen oft in 2 + 2 oder bei trimeren Formen in 3 + 3 mit den Kronenwirteln alternierende Staminalgruppen zerlegen lassen, sowie dass andererseits diese Gruppen nicht selten nur durch ein Staubblattpaar oder gar durch ein einzelnes Staubblatt vertreten sind. Damit war aber auch die Möglichkeit einer Deutung des Androeceums gegeben, die als überaus einfach zu betrachten und zugleich geeignet ist, die *Papaveroideae* in die intimste Verbindung mit den übrigen Papaveraceen-Gruppen zu bringen.

Der Versuch, Beweise für die Richtigkeit dieser einfacheren Deutung vorzulegen, hat jedoch weitläufige Arbeiten erfordert und ist mit nicht unbedeutenden Schwierigkeiten verbunden gewesen. Da in reichgegliederten Androeceen die Staubblätter meist stark zusammengedrängt stehen und noch dazu mit sehr kurzen Zeitintervallen angelegt werden, kann man sich im allgemeinen nicht ohne Irrtumsgefahr der bisher gebräuchlichen Untersuchungsmethoden bedienen. Es ist in der Tat augenfällig, dass die Fehlgriffe der früheren Forscher in bezug auf die Orientierung der zuerst angelegten Staubblätter wenigstens zum grossen Teil auf der Unzulänglichkeit der benutzen Hilfsmittel beruhten. Ich habe mich deshalb in grossem Umfang neuerer technischen Methoden bedient. So wurden von der Mehrzahl untersuchter Formen Blütenknospen in verschiedenen Entwickelungsstadien in Paraffin eingebettet und mit dem Mikrotom geschnitten. In dieser Weise wurden vollkommen exakte und zugleich leicht übersichtliche Bilder der Topographie des Androeceums erzielt; nebenbei haben die Schnittserien die Untersuchung des Gefässbündelverlaufes in der Blütenachse sowie der Insertionshöhe und Anlegungsfolge der Staubblätter gestattet.

In zahlreichen Fällen ist es jedoch selbst mit der erwähnten Methode nicht möglich gewesen, direkte Ergebnisse zu erlangen, offenbar weil man es bei starker Polyandrie mit wiederholten Spaltungen und damit folgenden Verschiebungen zu tun hat. Ich habe mir dann das innerhalb der betreffenden Unterfamilie scharf hervortretende Verhältnis zu Nutze gemacht, dass annuelle Typen, wenn sie sich unter geringem Zufuhr von Nahrung entwickeln, ein wesentlich vereinfachtes Androeceum erhalten. Von solchen normal polyandrischen Typen habe ich daher, entweder von ungünstigen Standorten in der Natur oder mittelst experimenteller Anordnungen, Individuen mit dermassen vereinfachtem Blütenbau beschafft, dass dieser sich mit Hilfe der obenerwähnten Methode mit voller Sicherheit eruieren liess. Durch Kultur in kleinen Töpfen mit sehr magerer Erde sind ausserdem von mehreren Arten ausgeprägte Hungerformen aufgezogen worden, und in dieser Weise wurden vollständige Entwickelungsserien von dem kompliziertesten Androe-

ceum bis zum allereinfachsten erzielt. Der hierdurch erreichte Einblick in die Baumechanik der Blüte war für die Lösung der vorliegenden Aufgabe von grösster Bedeutung.

Auch in einer anderen Hinsicht habe ich einen von dem bisher gewöhnlich befolgten Wege abweichenden eingeschlagen. Frühere Forscher haben ihre Untersuchungen auf eine kleine Anzahl allgemein in botanischen Gärten kultivierter Typen beschränkt, von denen man zudem nur ein augenscheinlich gar zu geringes Material untersucht hat. In zwei der ausführlicheren Arbeiten auf dem fraglichen Gebiet hat man ausserdem, statt neue Tatsachen vorzubringen, auf Grundlage der schon existierenden wenig zahlreichen Angaben, ohne ihre Richtigkeit zu prüfen, theoretisiert. Dies lässt sich sowohl von der Arbeit Čelakovský's (1895) wie von Schmitz' weitläufiger Abhandlung (1878) sagen, die bloss Referate der Untersuchungen der Vorgänger und darauf aufgebaute theoretische Auslegungen und Spekulationen enthält. Mir schien das Vorbringen einer hinlänglichen Anzahl von zuverlässigen Tatsachen die Hauptsache zu sein. Ich habe deshalb die grösstmögliche Anzahl von Typen untersucht, und da es sich herausgestellt hat, dass selbst Herbarexemplare öfters ein brauchbares Studienmaterial liefern, nachdem die Blütenknospen in Milchsäure oder verdünntem Ammoniak aufgeweicht und in Paraffin eingebettet worden sind, haben sich auch einige Gattungen von bisher nicht genauer bekanntem Blütenbau zur Untersuchung heranziehen lassen, z. B. die nordamerikanischen *Canbya*, *Meconella* und *Hesperomecon*, welche tatsächlich äusserst wichtige Beiträge zur Frage von der Konstitution des Androeceums geliefert haben. Von jeder Art habe ich ausserdem ein verhältnismässig grosses Material untersucht. Ebenso wichtig, wie es auf dem Gebiete der Spezies-Systematik und Spezies-Phylogenie ist, den Formenkreis der Typen zu kennen, ebenso wichtig erschien es mir bei Untersuchungen wie die vorliegende eine Vorstellung von den Abänderungen in der Architektonik der Blüte zu besitzen, und zwar besonders, wenn diese Abänderungen sehr gross sind. In Übereinstimmung hiermit habe ich mich nicht darauf beschränkt, ein einzelnes »typisches» Diagramm jeder untersuchten Form zu liefern, sondern ich habe zur Beleuchtung der Variationsverhältnisse und des Zusammenhanges zwischen den einfachsten und den kompliziertesten Bauformen, und um gewisse Schlussfolgerungen deutlicher zu motivieren, ganze Diagrammserien vorgelegt, in denen ausserdem die Frequenz der verschiedenen Diagrammtypen (durch Zahlen in der Mitte des Diagrammes) angegeben ist.

Wie oben erwähnt, hat die Mikrotomtechnik in hohem Grade die unternommene Untersuchung gefördert, und ich kann nicht umhin hier hervorzuheben, wie sich zweifelsohne mit ihrer Hilfe überall auf dem Gebiete der Blütenmorphologie wichtige Fortschritte erreichen lassen werden.

I. Unterfamilie, Papaveroideæ.

Eschscholtzia Cham.

Abgesehen von dem Androeceum, besitzt man schon durch Payer's und Eichler's Untersuchungen eine recht gute Kenntnis des Blütenbaues von *Eschscholtzia*. (Vergl. übrigens die Darstellung Fedde's in Engler's »Pflanzenreich» 40. Heft.) Indem ich bis auf weiteres das Androeceum ausser Acht lasse, kann ich mich also was den Bau im übrigen betrifft recht kurz fassen.

Eine Ausnahme von den übrigen Papaveraceen-Gattungen macht *Eschscholtzia* durch die Blütenachse, die sich während der Entwicklung der Blüte zu einer trichterförmigen, oder bei einigen Arten mehr weniger becherähnlichen Cupula ausbildet, aus deren Boden sich das Pistill erhebt und auf deren Rande Perianth und Androeceum inseriert sind; bei der Mehrzahl der Arten entwickelt sich ausserdem aus dem Rand der Cupula ein horizontal abstehender, kragenförmiger Auswuchs.

Eine andere Eigentümlichkeit zeigt der Kelch, der die Form einer konischen Mütze hat, die beim Öffnen der Blüte sich von der Cupularkante ablöst und abgehoben wird. Mikrotomschnitte durch die Spitze der Mütze lassen bestimmt erkennen, dass die darin enthaltenen Kelchblätter zwei sind, und dass sie in den Seitenblüten median gestellt sind, was auch damit stimmt, dass diese Blüten stets von zwei transversalen (krautigen) Vorblättern begleitet sind.

Die Krone setzt sich aus zwei 2-zähligen Kreisen zusammen, die unter einander und mit dem Kelch alternieren. In der Knospe liegen die Kronenblätter flach, und die äussern umfassen stets die innern. Die demselben Wirtel angehörigen Blätter decken einander dagegen in verschiedener Weise: bald deckt das eine mit beiden Kanten, bald nur mit der einen, und dann zwar meistens mit der rechten (von aussen gesehen); in derselben Blüte kommen sehr oft verschiedene Deckungsverhältnisse in den beiden Kronenkreisen vor.

Das Gynaeceum ist immer aus zwei transversal gestellten Karpiden gebildet. Es entwickelt sich zu einer 1-fächerigen Kapselfrucht mit medianen Parietalplazenten, jede mit zahlreichen, in mehreren Reihen geordneten Eiern; die Dehiszenz vollzieht sich so, dass die Frucht in zwei Klappen zerfällt, die sich mehr weniger vollständig von den strangförmigen Plazenten ablösen und sich dabei gleichzeitig bogenförmig zurückbiegen und

etwas umgekehrt werden, so dass die früher stark rinnenförmige innere Seite mehr abgeflacht wird, wobei eine mehr oder weniger grosse Zahl der Samen ausgeworfen wird. Ein besonders bemerkenswertes Verhalten erbietet die Gattung betreffs des obersten Teiles der Karpiden. Ausser den beiden fadenförmigen Narben, die über der Mittelrippe der Karpiden stehen, trifft man nämlich bei vielen Spezies noch zwei andere, gewöhnlich kürzere und zuweilen rudimentäre, die über den Plazenten stehen. Wie es schon von Eichler besprochen wurde, verhält es sich hiermit so, dass jedes Karpid, indem es in einen terminalen Narbenlappen ausläuft, zugleich auch an beiden Seiten desselben je einen lateralen, etwas kürzeren entwickelt, und dass ferner die beiden neben einander liegenden, also zu verschiedenen Karpiden gehörenden Seitenlappen von Anfang an mit einander vereint auftreten. Die beiden dorsalen, längeren Narben stellen mit anderen Worten die Terminallappen der Karpiden dar, die beiden kommissuralen, kürzeren Narben dagegen zwei zu verschiedenen Karpiden gehörende Seitenlappen. Die Richtigkeit dieser Auffassung wird durch die Anomalie bekräftigt, die in Fig. 6 abgebildet ist.

Wir gehen nun über zum

Androeceum.

Ehe ich meine eigenen Untersuchungen über dieses bespreche, scheint es aber angemessen, über die Ansichten Bericht zu statten, zu denen frühere Forscher gelangt; hierbei gebe ich, um mich um so kürzer fassen zu können, die Figuren wieder, womit sie ihre Auffassung beleuchteten.

Die ältesten Angaben über das Androeceum von *Eschscholtzia* rühren von Payer (1857, 219, Pl. 45) her, welcher *E. crocea* untersucht hat und folgendes anführt: »Les étamines sont groupées par verticilles de six, alternes les uns avec les autres, et dans chaque verticille les six étamines apparaissent toujours en deux fois, quatre d'abord, provenant du dédoublement de deux, et les deux autres ensuite. En outre, les quatre premières étamines du premier verticille sont superposées par paire aux deux pétales extérieurs, et les deux autres chacune à un pétale intérieur.»

Zu einer wesentlich abweichenden Auffassung kam Hofmeister (1868, 473, Fig. 104), der wie auch die unten zu erwähnenden Verfasser seine Beobachtungen an *E. californica* gemacht hat. Hofmeister behauptet, dass die Staubblätter in zahlreichen zweizähligen Wirteln und in folgender eigentümlichen Weise angelegt werden: »Die beiden ersten Staubblattwirtel alterniren entweder mit den vier Kronenblättern (siehe unsere Fig. 1 A), oder der erste ist dem älteren Kronenblattpaare opponirt (Fig. 1 B). In einem wie im anderen Falle (der erstere ist der häufigere) entstehen die übrigen Staubblätter in vom ersten Wirtel aus seitwärts fortschreitender Aufeinanderfolge, die vorhandenen Lücken zwischen den zwei oder vier ersten Staubblättern ausfüllend, so dass 12-gliedrige einander opponirte Wirtel gebildet werden.»

Eichler (1878, 190—191, Fig. 80 A), der die von Hofmeister angegebene Aufeinanderfolge der Staubblattquirle sehr unwahrscheinlich findet, bestätigt das Dasein von 12-strahligen Staminalzeilen, »bald alle mit je 3 Gliedern, bald nur die Seitenzeilen über den äussern Petalen mit 3, die übrigen mit 2, oder auch die über der Mitte der inneren

Kronblätter mit nur je 1 Glied, sodass also die Gesammtzahl der Staubblätter von 26 bis 36 variirt.» Er konstatiert ferner, dass die Staminalreihen je zu dreien über den vier Kronblättern stehen. Bei seinem Versuch zur Erklärung dieser Anordnung geht er jedoch von »einem äusseren 4-zähligen, mit den vier Kronblättern alternierenden Kreise» aus; an diesen sollten sich, wie aus seiner Figur (unsere Fig. 1 C) ersichtlich, »vier innere 6-zählige, unter sich und thunlichst auch mit dem ersten alternirende Quirle anschliessen.»

Die von BENECKE (1880, 332; 1882, 374) unternommenen Untersuchungen ergaben,

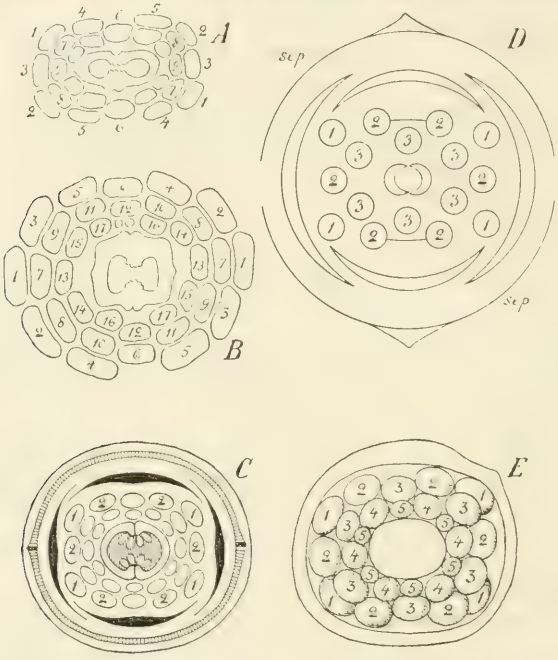


Fig. 1. — A & B. Reproduktion der Figuren HOFMEISTER's von der Stellung und Entstehungsfolge der Staubblätter von *Eschscholtzia californica*. — C, D, E. Reproduktion der Figuren EICHLER's, BENECKE's und GOEBEL's (in der letzten sind die Kronblätter weggelassen).

dass sich HOFMEISTER in seinen Beobachtungen über die Entwickelungsfolge der Staubblätter geirrt. Übrigens bekräftigt BENECKE die Richtigkeit der von EICHLER für dieselben angegebenen topographischen Anordnung und nimmt auch die von diesem gegebene Erklärung an, die er folgendermassen weiter ausführt: »Die Blüte der Urpapaveracee mag ursprünglich durchweg zweizählig gewesen sein, aber indem die zwei Kronblattkreise durch Verkürzung des dazwischen liegenden Internodiums nahe an einander rückten, war für die ersten Staubblätter kein zwingender Grund mehr vorhanden in einem zweizähligen, mit den inneren Petalen alternirenden Wirtel aufzutreten, sondern es haben

sich vier erste Staubblattorgane in die Lücken der vier Kronblätter eingeschoben. Die Raumausnutzung ist dadurch jedenfalls eine vollständigere geworden. Indem nun ausserdem die Blütenachse ihr radiates Aussehen durch Annahme länglicher Form einbüsste, waren die Bedingungen für die weitere Entstehungsfolge gegeben. Der Raum zwischen je zwei der vier ersten Staubblätter ist ein ungleicher; deswegen ist es weiter nicht auffallend, wenn sich in je einen kleineren Raum ein einzelnes und in je einen grösseren ein doppeltes Staubblatt einfindet.» Hiermit wird also erklärt teils, dass der äusserste Staubblattkreis 4-zählig ist, und mit der als vierzählig gerechneten Krone alterniert, teils auch dass auf den äussersten Staubblattquirl 6-zählige folgen. BENECKE, dessen Abbildung in Fig. 1 D wiedergegeben ist, hebt ausdrücklich hervor, dass die vier ersten Staubblätter durchaus nicht als durch Doublierung zweier transversalen Anlagen entstanden aufgefasst werden dürfen, glaubt aber — ohne Angabe seiner Gründe — berechtigt zu sein, die 6-Zahl in dem nächst darauf folgenden Wirtel als auf Verdopplung in der Medianlinie der Blüte beruhend zu erklären.

Die Diagrammformel BENECKE's ist also: S 2, C 2 + 2, A 4 + .4². + 6 + 6 + 6, G 2. Die seitlich von den Ziffern stehenden Punkte sollen hier andeuten, dass die transversalen Glieder des betreffenden Quirles nicht verdoppelt sind.

GOEBEL (1901, 709) ist schliesslich wesentlich zu demselben Ergebnis gelangt wie EICHLER und BENECKE, indem er in Alternation mit den vier Kronblättern einen 4-zähligen Staubblattkreis gefunden (siehe unsere Fig. 1 E), auf welchen dann mehrere 6-zählige folgen; dies wird aus der grösseren Ausbreitung der Blütenachse in transversaler Richtung erklärt, die übrigens auch als Ursache der transversalen Stellung der Karpiden angenommen wird.

Aus der obigen Historik ergibt sich, dass in bezug auf die rein topographische Anordnung der Staubblätter von *E. crocea* und *E. californica* sämtliche Verfasser das Androeceum aus 12 radiierenden Staminalreihen bestehend gefunden haben. So verhält es sich auch tatsächlich. Ferner zeigt jedoch die Historik, dass, wenn man von PAYER's Darstellung absieht, zu der wir später zurückkommen, und auch HOFMEISTER's irrige und nahezu unerklärliche Angaben über die Entwickelungsfolge ausser Acht lässt, die verschiedenen Verfasser sich darüber geeinigt haben, das Androeceum zu betrachten als aufgebaut aus 1) einem äusseren 4-zähligen Quirl, der mit den Kronblättern alterniert, und aus 2) mehreren darauf folgenden 6-zähligen (unter einander alternierenden) Quirlen. — Folglich sollte auf die Zweigliedrigkeit der ortogonal stehenden Perigonwirtel im Androeceum 4-Zahl mit diagonaler Orientierung folgen und darauf wieder 6-Zahl, während schliesslich im Gynaeceum die 2-Zahl wiederkehren sollte. Ich will mich nicht mit Betrachtungen darüber aufhalten, wie wenig wahrscheinlich eine solche Anschauung schon von vorn herein sein muss, sondern statt dessen Beweise dafür liefern, dass die soeben angeführten Momente, worauf sie sich stützt, beide irrtümlich sind.

1:o) Die vier äussersten Staubblätter alternieren nicht mit den Kronblättern. — Wenn man aus einer *Eschscholtzia*-Blüte die vier Kronblätter auszupft, was sich nach dem Öffnen der Antheren leicht tun lässt, so findet man, dass ein Viertel des Androeceums mit jedem derselben verbunden bleibt. Dasselbe trifft konstant bei sämtlichen von mir

untersuchten Spezies ein, wenn in einem etwas mehr vorgeschrittenen Stadium die Petalen von selbst abfallen. Bei den mehr grossblütigen Formen, wo das Androeceum, wie oben erwähnt, aus 12 radiierenden Staminalreihen besteht, bleiben also je drei mit den Kronblättern verbunden. Die vier äussersten Staubblätter müssen folglich ausnahmlos die beiden äusseren Kronblättern begleiten. Schon dieses Verhältnis, das eigentümlicherweise sich ganz der Aufmerksamkeit entzogen hat, muss ja als darauf hindeutend aufgefasst werden, dass diese Staubblätter keineswegs mit den Kronblättern alternieren, sondern im Gegenteil den beiden äussern paarweise opponiert sind.

Dass es wirklich so der Fall ist, geht auch aus einer unbefangenen Untersuchung der Topographie der Blüte hervor. In nachstehender Fig. 2, die eine ganz junge Blüte von *E. tenuifolia* darstellt, in der ausser den Petalen nur die vier äusseren Staubblätter deutlich hervortreten, ist es also ersichtlich, dass diese nicht die Zwischenräume zwischen den Kronblättern einnehmen, sondern den beiden äussern paarweise opponiert stehen. Ebenso deutlich geht dies aus Taf. 1, Figg. 1 & 2 hervor, die nach Mikrotomschnitten von *E. caespitosa* und *E. Parishii* photographiert sind. Ganz dieselbe Anordnung tritt uns in

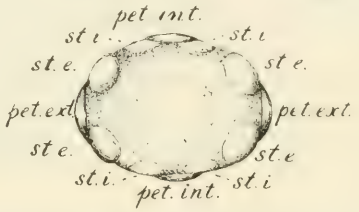


Fig. 2. — Blütenanlage von *Eschscholtzia tenuifolia*, von oben gesehen (Kelch weggelassen). — *pet. ext.* & *pet. int.* äussere und innere Petalen. — *st. e.* die vier ältesten, *st. i.* die vier darauf folgenden Staubblätter. — Aus drei auf einander folgenden Mikrotomschnitten kombiniert.

den Blüten anderer Arten entgegen, und zwar auch bei den polyandrischen, von früheren Forschern untersuchten *E. crocea* und *E. californica*, wie es auch aus den eigenen Figuren der Verfasser deutlich zu ersehen ist (vergl. Fig. 1 A, C, D, E). Tatsächlich spricht auch Eichler, wie bereits erwähnt, von der Anordnung der 12 Staminalreihen zu je dreien über den Kronblättern, und es scheint unzweifelhaft, dass er nur um eine für ihn akzeptable Kreisanordnung zu finden dazu getrieben worden ist, die Reihen, welche die vier ältesten Staubgefässe enthalten, als mit den Kronblättern alternierend aufzufassen. Payer sagt, l. c., ganz bestimmt »les quatre premières étamines sont superposées par paire aux deux pétales extérieurs», eine Angabe, die jedoch unerklärlicherweise von seinen Nachfolgern ganz ausser Acht gelassen worden ist.

Dass sich das Androeceum naturgemäss in vier Gruppen zerlegen lässt, deren jede einem Kronblatt entspricht, und dass die vier äusseren Staubblätter je zu zweien mit den äusseren Kronblättern zusammengehören, lässt sich auch aus dem Gefässbündelverlauf beweisen. Aus der Untersuchung von mittelst Mikrotom verfertigten Schnittserien ergibt sich nämlich, dass sich die Gefässbündel der Staubblätter abwärts zu vier Gruppen sammeln, von denen dann je eine mit den Nerven des ausserhalb stehenden Kronblattes

zusammenläuft, und dass die Gefässbündel, die den vier äussern Staubblättern angehören, sich immer mit denen der beiden äusseren Kronblätter vereinen (siehe Fig. 3 A—C und D—F). — Beiläufig sei bemerkt, dass dieser Verlauf der Gefässbündel augenscheinlich den Grund dafür abgibt, dass sich das Androeceum beim Abfallen der Kronblätter so wie oben erwähnt verhält.

Die vier äusseren Staubblätter stehen folglich nicht in Alternation mit der Krone, sondern sind paarweise den beiden äusseren Kronblättern superponiert.

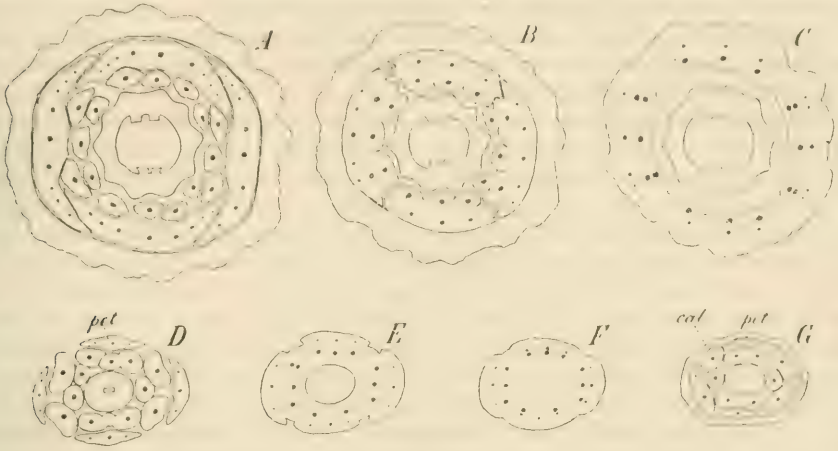


Fig. 3. — A, B, C. Drei Mikrotomschnitte einer Blütenknospe von *Eschscholtzia cæspitosa*. Man sieht in B, wie sich die Gefässbündel der 16 Staubblätter zu vier mit den Kronblattbasen zusammenhängenden 5- bzw. 3-gliedrigen Gruppen ansammeln, die sich weiter unten (C) den Gefässbündeln der Kronblätter stark nähern. — D, E, F. Drei Mikrotomschnitte einer jüngeren Blütenknospe von *E. cæspitosa*. Vor dem linken Petalum vier Staubblätter, vor den übrigen drei bzw. zwei. Zwei der vor dem oberen Petalum stehenden Staubblätter sind am Grunde vereint; die zwei vor dem unteren stehenden sind durch ein Staminalrudiment mit einander verbunden. E & F zeigen, wie die Gefässbündel der Staubfäden sich gegen den Grund der Blüte zu vier distinkten Gruppen sammeln (die 4-gliedrige Gruppe links ist in F 3-gliedrig geworden), die den Gefässbündelgruppen der Petalen entsprechen und mit denen sie schliesslich verschmelzen. — G. Mikrotomschnitt durch den Basalteil einer jungen Blütenknospe von *E. cæspitosa* mit dem Kelch, den vier Kronblättern und vier Staubblattgruppen; in den zwei transversalen Gruppen sind die Glieder ganz getrennt, in den medianen dagegen am Grunde vereint.

2:o) Die vier äussersten Staubblätter werden nicht von 6-zähligen Quirlen befolgt. — Nach der herrschenden Auffassung sollten die Staubblätter, die in Fig. 1 C, D, E mit »2» bezeichnet sind, den ersten 6-zähligen Quirl ausmachen, auf den dann mehrere solche in steter Alternation folgen sollten. Bei fast allen Papaveraceen befinden sich sämtliche Staubblätter der Blüte, so bald sie über die aller ersten Anlagestadien heraus sind, auf derselben oder ungefähr gleichen Entwickelungsstufe, so dass folglich weder das Öffnen der Antheren noch innere Strukturverhältnisse darüber Aufschluss geben, welche oder wie viele von ihnen einem früher oder später angelegten Quirl angehören. Beim Zerlegen des Androeceums in innere und äussere »Quirle» ist man also in der Mehrzahl der Fälle auf die verschiedene Entfernung der Staubblätter von der Peripherie der Blüte hingewiesen, da aber diese Abstandsdifferenzen im allgemeinen unerheblich sind, läuft man, wenigstens

in polyandrischen Blüten, oft Gefahr sich zu irren, auch wenn man über Mikrotomschnitte verfügt. Anders verhält es sich in dieser Hinsicht bei der Gattung *Eschscholtzia*, vielleicht weil sich die Blütenachse gerade zur Zeit der Ausbildung nach und nach zu einem perigynen Napf ausgestaltet. Tatsächlich findet man hier auf allen Entwickelungstufen der Blüte deutliche Verschiedenheiten in dem Reifegrade der Antheren, so dass man ohne Schwierigkeit die Entstehungsfolge der Androeccalglieder feststellen kann. In einer geöffneten Blüte wird dies schon dadurch ermöglicht, dass die Antheren zu verschiedener Zeit aufspringen, noch klarer aber ist der Entwickelungsgang des Androeceums an Material ersichtlich, das nach den Regeln der Mikrotomtechnik fixiert und gefärbt worden ist, besonders wenn Tetradenteilung in einem Teil der Staubblätter vor sich geht: auch falls eine Blüte polyandrisch ist, kann man nämlich an solchem Material eine ganze Reihe verschiedener Entwicklungsphasen unterscheiden.

Eine Untersuchung ergibt nun, dass die vier Staubblätter, die im vorstehenden als die äusseren und ältesten bezeichnet worden sind, konstant denselben Entwickelungsgrad einhalten und sich stets allen übrigen voran befinden. Auf diese vier Staubblätter, die, wie oben erwiesen, den beiden äusseren Petalen paarweise entgegengestellt sind, folgen keineswegs die sechs, die in Fig. 1 C, D, E mit »2» bezeichnet sind, sondern nur die vier medianen, also die, welche in Fig. 1 D durch einen Strich verbunden sind. Dass diese vier Staubblätter, die sich auch immer auf der gleichen Entwickelungsstufe, aber deutlich einen Schritt nach den vier ersten, befinden, den innern Kronenblättern paarweise opponiert stehen, ist sowohl aus den eben erwähnten Figuren wie auch aus den photographierten Mikrotomschnitten Taf. 1 Figg. 1 u. 2 ersichtlich und wird übrigens noch durch den Verlauf der Gefässbündel bewiesen. Erst danach folgen die beiden lateralen, mit »2» bezeichneten Staubblätter der Fig. 1 C, D, E, und es ist hervorzuheben, dass der Unterschied in der Entwickelung zwischen ihnen und den vier medianen ungefähr gleich gross ist wie zwischen diesen und den vier ältesten. Nun folgen die zwei medianen Staubblätter, die mit »3» bezeichnet sind, und nach ihnen die vier lateralen mit derselben Nummer, welche letzteren den äusseren Petalen paarweise opponiert sind. Nach diesen kommen vier mediane, in Fig. 1 E mit »4» bezeichnete Staubblätter, den inneren Petalen paarweise opponiert, und noch später die beiden lateralen mit derselben Nummer. Schliesslich kommen die beiden medianen und nach ihnen die vier lateralen Staubblätter, die in der betreffenden Figur die Zahl »5» tragen. — Die Succession ist also in Wirklichkeit wie in Fig. 4.

Um durch ein verhältnismässig einfaches Beispiel diese für die Deutung des Papaveraceenandroeceums überhaupt so ausserordentlich wichtige Tatsache zu beleuchten, will ich hier eine kurze Darstellung der Strukturverhältnisse in den verschiedenen Antheren einer Blüte von *E. tenuifolia* einschalten, deren Androeceum nur aus den mit 1—5 bezeichneten Staubblättern der Fig. 4 besteht. Ich gehe dabei von den innersten, also den mit »5» bezeichneten aus. Bei ihnen sind die Schichten der Antherenwand vollzählig, aber das Tapetum zeichnet sich noch nicht deutlich gegen die Wandschichten und den sporogenen Zellenkomplex ab. Die Zellen des letzteren, d. h. die Pollenmutterzellen, sind schon vollzählig, aber ihre Kerne befinden sich noch im ruhenden Stadium. In den mit »4» bezeichneten Antheren ist das Tapetum ganz ausdifferenziert, und der Kern

der Pollenmutterzellen ist soeben in das Synapsisstadium eingetreten. In den mit »3» bezeichneten Antheren haben die Kerne der Tapetenzellen schon angefangen, sich durch Fragmentation zu teilen; die Pollenmutterzellen sind fortwährend überall mit einander verbunden und folglich scharf polygonal, aber ihr Kern befindet sich im Strepsinemastadium. Bei den mit »2» numerierten schreitet die Fragmentation der Tapetenkerne fort, aber die Zellenwände sind noch vorhanden; die Pollenmutterzellen haben sich von einander losgelöst und angefangen sich abzurunden, und ihr Kern befindet sich überall in Diakinese. Schliesslich sind bei »1» die Zwischenwände im Tapetum verschwunden, und eine Menge Tapetenzellen sind desorganisiert; die Tetradenteilung ist vollendet, und die Membran der Mutterzellen ist in Auflösung begriffen, so dass die jungen Pollenzellen eben anfangen frei zu werden. — Es mag noch zugefügt werden, dass der Querschnitt einer Anthere »1» fast viermal so gross ist als der einer Anthere »5».

Im Androeceum herrscht folglich weder 4- noch 6-Zahl, sondern es erweist sich aus lauter 2-zähligen Quirlen aufgebaut, die unter einander

Fig. 4. Etwas schematisiertes Diagramm, die wirkliche Entstehungsfolge der Staubblätter bei der Gattung *Eschscholtzia* darstellend.

und mit den zwei Kronenquirlen alternieren. Bloss in gewissen dieser Quirle sind jedoch die Glieder einfach, in anderen sind sie durch paarige Staubblätter vertreten. Beispielsweise sind in Fig. 4 die Quirle 1 und 2 paarig, 3 und 4 dagegen einfach, 5 und 6 wieder paarig, 7 und 8 wiederum einfach, u. s. w. Diese Abwechslung zweier paariger und zweier einfacher Kreise ist, wie aus den Taf. 4—6 mitgeteilten Diagrammserien hervorgeht, eine innerhalb der betreffenden Gattung stets wiederkehrende und zugleich leicht zu erklärende Regel. In Quirl 1, wie auch in Quirl 2, erlauben die Raumverhältnisse eine Aufteilung in Paare. Das ist dagegen was Quirl 3 betrifft nicht der Fall, da der Zwischenraum zwischen den beiden Schwesterstaubblättern im Quirl 1 zu eng ist; falls eine Spaltung hier zu Stande käme, müssten übrigens die beiden Glieder dieselbe Stellung erhalten wie die mit »5» bezeichneten Staubblätter, was selbstverständlich dem Gesetz der Alternation gar zu sehr widersprechen würde. Ganz so verhält es sich mit Quirl 4. Was die Quirle 5 und 6 betrifft, so gibt es dort nicht nur Raum für Spaltung, sondern eine solche entspricht auch gerade den Forderungen des Alternationsprinzips.

Dass das Androeceum von *Eschscholtzia* aus zweizähligen Quirlen besteht, ist in Anbetracht der Dimerie des Perianths und Pistills unstreitig mehr zusagend als die Auf-

fassung, dass 4- und 6-Zahl darin herrschen sollten. Ein Blick auf die Taf. 4—6 mitgeteilten Diagrammserien zeigt nun, dass die Zahl solcher Staubblattquirle bei gewissen Spezies zuweilen auf zwei begrenzt sein kann; dies kann also bei *E. micrantha* GREENE (Diagr. 2), *E. micrantha* var. *fusigemmata* FEDDE (Diagr. 3), *E. Parishii* GREENE [Diagr. 40—42 (wo Diagr. 40 sechs verschiedene Blüten repräsentiert)] und *E. caespitosa* BENTH. (Diagr. 12) eintreffen. In der grossen Mehrzahl der Fälle ist aber die Anzahl der Wirtel, wie ersichtlich, weit grösser, oft 10 oder noch mehr betragend. Innerhalb der Gruppe *Polycarpicae*, mit denen die Papaveraceen ja aus guten Gründen als verwandt aufgefasst werden, hat man zwar, wie bei *Aquilegia* und gewissen Lauraceen, Beispiele des Vorhandenseins einer fast eben so grossen Anzahl von Staminalquirlen, andererseits weist aber die *Eschscholtzia*-Blüte Organisationsverhältnisse auf, die mit Bestimmtheit darauf hindeuten, dass ihr Androeceum eine noch einfachere Deutung fordert.

Eine solche ist auch möglich. Es ist oben besprochen, wie sich das Androeceum beim Abfallen der Krone in vier Gruppen zerteilt, die mit den Petalen verbunden bleiben. Betrachtet man jede dieser Gruppen als eine ursprüngliche, aber durch tangentiale und meistens auch durch radiale Doublierung in eine gewisse Anzahl von Staubblättern gespaltene Anlage, so ergibt sich das Androeceum als aus nur zwei Quirlen bestehend, die untereinander und mit den Petalen alternieren. Ich bin überzeugt, dass diese einfache Deutung tatsächlich die richtige ist, und werde hier die Gründe anführen, die dafür sprechen.

1:o. Aus den Diagrammserien (Taf. 4—6) geht hervor, dass bei sämtlichen untersuchten Spezies die überwiegende Anzahl Blüten eine ungerade Zahl von Staubblattquirlen, also entweder 3, 5, 7, oder 9, besitzen. Dies führt selbstverständlich dazu, dass in der Mehrzahl Fälle die zuletzt angelegten Staubblätter transversal stehen und folglich dieselbe Stellung einnehmen wie die unmittelbar nach ihnen folgenden Karpiden. Falls nun diese Staubblätter wirklich einen selbstständigen Quirl ausmachten, so würde die Opposition zwischen diesem und dem Karpidenquirl, dessen Stellung ausnahmslos transversal ist, jedenfalls viel schwerer zu erklären als wenn sie als die am spätesten ausdifferenzierten Glieder zweier transversalen äusseren Anlagen aufgefasst werden, auf die zwei mediane folgen.

2:o. Eine Durchmusterung der mitgeteilten Diagrammserien zeigt, dass Staubblätter, die verschiedenen Quirlen aber derselben Anlage angehören, auffallend oft mehr oder weniger hoch mit einander vereint sind. Ich glaube auf die verschiedenen Fälle hinweisen zu müssen: Bei *E. californica* sind im Diagr. 1 zwei (mehr weniger rudimentäre) Staubblätter, die Quirl 10 angehören, je für sich fast in der ganzen Länge des Filamentes, oder doch gegen dessen Mitte hinauf mit einem dem Quirl 6 angehörigen Staubblatt vereint, und im Diagr. 7 derselben Art findet man ein Staubblatt, das Quirl 9 angehört (und dessen Staubbeutel nur die halbe Grösse aufweist), an seiner Basis mit einem Staubblatt aus Quirl 5 verwachsen. Bei *E. crocea* sind im Diagr. 7 zwei Staubblätter, das eine aus Quirl 4, das andere aus Quirl 6, der Art mit einander vereint, dass sich nur die Spitze der Anthere gespalten vorfindet; im Diagr. 2 sind zwei Quirl 8 und 10 angehörende Staubblätter so eng vereint, dass sich die Duplizität nur in dem Vorhandensein zweier Gefässbündel im Filament und in dem etwas verbreiterten Konnektiv geltend macht. Bei *E. maritima*

zeigt sich im Diagr. 2 Verwachsung zwischen zwei Staubblättern, die hinsichtlich der Entwicklungsfolge weit von einander entfernten Quirlen angehören, nämlich Quirl 5 und 9 (das innere Staubblatt ist hier nicht zu voller Entwickelung gelangt). Bei *E. cuspitosa* ist im Diagr. 10 ein Quirl 4 angehörendes Staubblattrudiment mit einem Staubblatt des Quirls 2 vereint; in Diagr. 2 ist an zwei verschiedenen Stellen ein Staubblattrudiment aus Quirl 6 mit einem Staubblatt des Quirls 2 (!) verbunden; Diagr. 9 zeigt ferner Vereinigung von Staubblättern aus Quirl 3 und 5. Bei *E. tenuifolia* ist im Diagr. 10 ein schwach entwickeltes Staubblatt des Quirles 5 unten mit einem Staubblatt des Quirles 3 verwachsen; im Diagr. 3 finden sich an zwei Stellen Staubblätter der Quirle 3 und 5 in der ganzen Länge der Filamente vereint vor, und in demselben Diagramm ist ein Rudiment im Quirl 6 mit einem Staubblatt des Quirles 2 (!) verbunden. *E. micrantha* var. *fusigemmata* zeigt im Diagr. 1 ein Staubblatt des Quirles 3 mit einem rudimentären des Quirles 5 verwachsen. Schliesslich finden sich bei *E. Parishii* voll entwickelte Stamina, die verschiedenen Quirlen aber derselben Anlage angehören, so oft mit einander vereint, dass ich der Kürze halber die Verhältnisse nur mit Zahlen andeute: Diagr. 4 (zwei verschiedene Blüten), 18, 19: 3 + 5; Diagr. 25, 29: 2 + 4; Diagr. 31: 1 + 5; Diagr. 20, 27: 1 + 3; so auch an zwei Stellen im Diagr. 32 (von dem weiter unten die Rede sein wird). Der verschiedene Grad der Vereinigung ist eine Anzahl Fälle betreffend in Fig. 5 A—D, G, H illustriert. — Es ist ersichtlich, dass alle soeben angeführten Fälle Beispiele von Vereinigung zwischen Staubblättern darstellen, die sich innerhalb ein und desselben Kronblattes befinden und folglich derselben ursprünglichen Staminalanlage angehören. Eine Vereinigung von Staubblättern, die verschiedenen Primordien angehören, ist dagegen eine überaus seltene Erscheinung. Das einzige ganz sichere Beispiel hierfür liefert das Diagr. 32 von *E. Parishii*, wo an zwei Stellen Staubblätter aus Quirl 1 und Quirl 2 der ganzen Länge der Filamente entlang bzw. auch mit den Antheren, vereint sind. Im Diagr. 42 derselben Art hat das rechts unten befindliche Staubblatt eine solche Stellung — im Zwischenraum zweier Kronenblätter — dass man sich es aus zwei den Quirlen 1 und 2 angehörigen Staubblättern verschmolzen denken könnte; denselben Fall könnte man sich betreffs der beiden untersten Staubblätter im Diagr. 8 der *E. tenuifolia* (Hungerserie) denken, da jedoch diese beiden Diagramme von künstlich hervorgerufenen Hungerformen herrühren, und da die innere Struktur

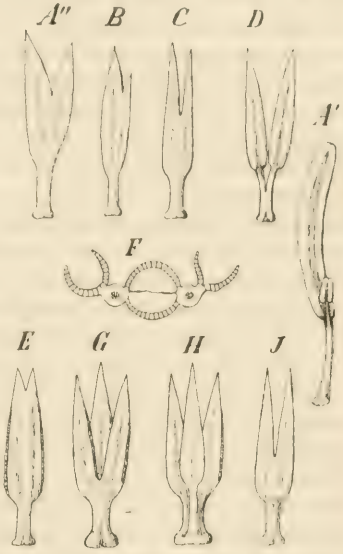


Fig. 5. — A′. Zwei den Kreisen 6 und 10 angehörende, mit einander vereinte Staubblätter, von denen das innere rudimentär ist (siehe links in Diagr. 1 von *E. californica*). — A″ & D. Je zwei mit einander vereinte Staubblätter aus Kreis 3 und 5, den beiden durch Diagr. 4 repräsentierten Blüten von *E. Parishii* angehörend. — B & C. Dieselbe Art, Diagr. 19 & 31. — G. Die rechts in Diagr. 20 derselben Art befindliche Staubblatt-Triade, von aussen gesehen. — H. dieselbe Triade von innen gesehen (das dem Kreise 3 angehörende Staubblatt am Grunde mit den beiden Kreis 1 angehörenden vereint). — E & I. Vereinte Staubblätter aus einem und demselben Kreise (Diagr. 26 & 41 von *E. Parishii*). — F. Querschnitt von E, die beiden Gefässbündel und die zwischen diesen befindliche gemeinsame Theca zeigend.

keinen Beweis für Duplizität abgibt, kann man ihnen in diesem Zusammenhang kaum irgend welche Bedeutung beimessen. — Aus dem angeführten scheint mir deutlich hervorzugehen, dass die vier Staubblattgruppen, die mit den Kronenkreisen alternieren, eine weit grössere Selbständigkeit besitzen als die oben besprochenen zweizähligen Staubblattquirle. Nichts wird dann natürlicher als das Androeceum als aus 2 + 2 primitiven Anlagen konstituiert aufzufassen, die sich aber in eine wechselnde Zahl von Staubblättern gespalten haben.

Ein Vergleich mit anderen Papaveraceen bestätigt die Richtigkeit dieser Auffassung. In nicht weniger als fünf verschiedenen Gattungen erweist sich tatsächlich das Androeceum als aus nur zwei Quirlen zusammengesetzt. So verhält es sich bei *Pteridophyllum*, wo in normalen Fällen nur der äussere Quirl vorhanden ist, bei *Hypecoum*, wo sämtliche Spezies konstant nur zwei Staminalquirle besitzen, bei *Canbya* sowie auch bei der Mehrzahl *Meconella*-Arten und bei gewissen Formen der Gattung *Bocconia*. Bei mehreren anderen Gattungen kann, wie im folgenden zu erweisen ist, die Anzahl der Quirle infolge ungünstiger äusserer Bedingungen bis auf zwei herabsinken, und besonders bemerkenswert ist, dass dies auch bei Arten eintrifft, wo die Zahl der Staubblätter unter anderen Verhältnissen bis auf hundert steigen kann. Die Gattung *Eschscholtzia* selbst schliesst übrigens, wie schon S. 14 angegeben, Arten ein, welche normal oder aus zufälligen Gründen nur zwei Staubblattquirle aufweisen.

3:o. Ein weiterer Grund für die oben ausgesprochene Auffassung ist, dass man in Schnitten, die unmittelbar über dem Ausgangspunkt der Staubblätter geführt, recht oft solchen Verhältnissen begegnet, wie der Mikrotomschnitt Taf. 1, Fig. 3 illustriert. Wir sehen hier in der Medianlinie der Blüte zwei 3-zählige Staubblattgruppen, die ohne jede Verbindung mit den lateralen Staubblättern sind; innerhalb der betreffenden Gruppen sind dagegen sämtliche Staubblätter noch mit einander verbunden. Analoge Verhältnisse sind auch in Fig. 3 G (S. 11) vorhanden.

Ich betrachte also das Androeceum von *Eschscholtzia* als aus 2 + 2 Anlagen bestehend, die mit den Kronenquirlen alternieren, und von denen jede in gewöhnlichen Fällen von mindestens zwei paarigen Staubblättern vertreten ist, die durch kongenitale Doublierung entstanden sind (hierüber unten weiteres). Bei gewissen kleinblütigen Arten, wie *E. micrantha* und *E. modesta*,[1] bleibt es oft bei dieser Spaltung (vergl. die betreffenden Diagramme), gerade wie bei den soeben erwähnten Gattungen, die sich sämtlich durch unansehnliche Blüten auszeichnen, und dasselbe einfache Verhältnis kann bei schwach entwickelten Individuen anderer Spezies, z. B. *E. Parishii* (Diagr. 40—42) und *E. caespitosa* (Diagr. 12), vorkommen. Bei den grossblütigeren Formen, wo die Blütenachse und folglich auch die Basalpartien der Staubblattanlagen eine grössere Ausdehnung sowohl in radialer wie in peripherischer Richtung haben, tritt dagegen weitere Spaltung ein, in dem durch Abzweigung von den ursprünglichen Gefässbündeln neue Staubblätter hinzukommen, welche

[1] Nach Greene's und Fedde's Beschreibungen hat *E. modesta* nur 4—8 Staubblätter. In den einzigen zwei Blüten dieser Art, die ich habe untersuchen können (die eine rührte von Greene's Originalexemplar her) habe ich jedoch 10 angetroffen (siehe Diagrammserie).

in bestimmter Succession angelegt werden und sich topographisch den Forderungen des Alternationsprinzips entsprechend anordnen.

Das berechtigte in der Annahme, dass die beiden ältesten Staubblätter jeder Anlage durch kongenitale Doublierung entstanden, ist aber noch aufzuweisen. Bei grossblütigen und polyandrischen Formen, wo infolge der peripherischen Ausdehnung der Blütenachse die beiden Glieder der äussersten Staubblattpaare sich notwendig in gewisser Entfernung von einander befinden müssen, kann man selbstverständlich nicht erwarten, direkte Beweise hierfür anzutreffen, d. h. sie in verschiedenem Grade mit einander vereint zu finden.[1] Bei den kleinblütigeren und oligandrischen dagegen ist solches zu erwarten und tritt auch tatsächlich ein. — Wenn wir mit den Staubblättern anfangen, die innerhalb des innern Kronenquirls stehen, so finden wir unten in Diagr. 26 und 41 von *E. Parishii*, dass dort zwei zu einem Paare gehörende Staubblätter mit einander vereint sind, so dass die gemeinsame Anthere im letzteren Diagramm bis etwas unterhalb der Mitte gespalten ist (Fig. 5 I), im ersteren nur an der Spitze (Fig. 5 E, F); im Diagr. 33 derselben Art sind diese selben Staubblätter mitten vor dem unteren Kronenblatt so intim ihrer ganzen Länge nach verbunden, dass die Duplizität sich nicht aufweisen lässt. Unter den drei untersuchten Blüten von *E. micrantha* v. *fusigemmata* zeigt die eine (Diagr. 2) die betreffenden Staubblätter mitten vor dem oberen Kronenblatt mit den Filamenten im untersten Sechstel vereint; die andere (Diagr. 3) zeigt sie an beiden Stellen vollkommen verschmolzen. Bei *E. tenuifolia*, welche grössere Blüten als die beiden vorigen Arten hat, begegnet man ähnlichen Verhältnissen nur bei künstlich hervorgerufenen Hungerformen (vergl. Hungerserie Diagr. 6 unten, Diagr. 8 & 9 oben, Diagr. 7 & 10 sowohl oben als unten). Besonderes Interesse beanspruchen hier Diagr. 8 (oben) und Diagr. 10 (von letzterem ist ein Mikrotomschnitt auf Taf. 1, Fig. 4 wiedergegeben), weil das einzige Staubblatt an seiner Basis dieselbe Breite besitzt, die sonst der Anlage im ganzen zukommt, ein Umstand der deutlich zeigt, dass dieses Staubblatt einer vollständigen, nicht gespaltenen Anlage entspricht. — Gehen wir sodann zu den Staubblättern über, die über dem äusseren Kronenquirl stehen, so zeigt uns Diagr. 20 der *E. Parishii* die drei Staubblätter rechts sämtlich mit einander vereint: die beiden äusseren haben einen gemeinsamen Staubfaden, und auch die Antheren sind im unteren Viertel verschmolzen; das innere steht nur am Grunde des Filaments mit den äusseren in Verbindung (vergl. Figg. 5 G, H). Eine ganz entsprechende Staubblatt-Triade findet sich im Diagr. 27 vor, wo jedoch die Verschmelzung dadurch hervorgerufen sein kann, dass das aussen davor stehende Kronenblatt abortiert hat. Bei Hungerformen von *E. tenuifolia* kommt es recht oft vor, dass die äusseren Staubblätter paarweise, sogar der ganzen Länge nach, vereint sind. Dies ist links im Diagr. 2 der Fall, wie auch an beiden Seiten im Diagr. 3, 6 und 10. In diesen sämtlichen Fällen hat das anscheinend einfache Staubblatt an seiner Basis und zuweilen auch im Antherenteil eine so grosse Breite, dass es ganz unzweifelhaft der äusseren Partie einer ganzen Anlage entspricht (siehe Mikrotomschnitt Taf. 1, Fig. 4); dass die innere Partie der Anlage in Form

[1] Weiter einwärts gegen das Zentrum der Blüte können dagegen auch in polyandrischen Androeceen zwei paarweise zusammengehörende Staubblätter dieses Verhalten aufweisen. Im Diagr. 2 der *E. californica* sind also zwei Quirl 8 angehörende Staubblätter bis zur Mitte der Antheren hinauf vereint, und in Diagr. 10 derselben Art findet man zwei Staubblätter im Quirl 7 bis zur Spitze der Filamente verwachsen.

eines oder zweier freien Staubblätter hervortritt, ist zwar recht auffällig, entspricht aber dem Verhältnis in den soeben erwähnten Diagr. 20 und 27 von *E. Parishii*, wo das innerste Glied der Staubblatt-Triade, wie bereits angegeben, nur am Grunde mit den unter einander weit hinauf verschmolzenen übrigen Gliedern vereint ist.

Ich meine hiermit hinreichende Gründe für meine Auffassung geliefert zu haben, dass das Androeceum bei *Eschscholtzia* aus 2 + 2 in verschiedenem Grade gespaltenen Anlagen besteht. Der Blütenbau dieser Gattung kann somit durch folgende Formel ausgedrückt werden:

$$S\,2,\ C\,2+2,\ A\,2^{m}+2^{m-n},\ G\,2.$$

In dieser Formel, deren sämtliche Quirle mit einander alternieren, ist m vielleicht ausnahmsweise = 1,[1] selten 2, meistens aber 3, 5 oder eine noch höhere Zahl. Was n betrifft, so ist diese Zahl zuweilen = 0 (vergl. z. B. *E. Parishii* Diagr. 21 und 40), und wenn m = 2 oder 3 ist, so ist n oft = 1 (siehe *E. Parishii* Diagr. 34, *E. micrantha* v. *fusigemmata* Diagr. 3); repräsentiert aber m, wie oft der Fall ist, 5 oder eine noch höhere Zahl, so ist n gewöhnlich = 2. — Zu bemerken ist jedoch, dass, wie es auch ein beträchtlicher Teil der Diagramme zeigt, m (sowie auch n) nicht immer an beiden Seiten derselben Blüte die gleiche Zahl ist, da die inneren der vorerwähnten zweizähligen »Quirle» des Androeceums sehr oft unvollständig sind.

Ehe wir die Gattung *Eschscholtzia* verlassen, sind noch einige Einzelheiten im Blütenbau in Kürze zu besprechen.

Erstens verdient es also hervorgehoben zu werden, dass die früher angelegten Staubblätter in normalen Fällen immer ein kürzeres Filament aber zugleich eine längere und kräftigere Anthere aufzuweisen haben, als die später entwickelten. Hieraus folgt, dass unter den derselben Anlage angehörigen Staubblättern die äussersten und zugleich am weitesten zur Seite stehenden sich in dieser Weise von den übrigen unterscheiden. In Fig. 4 (S. 13) haben also die mit 1 bezeichneten Staubblätter ein kürzeres Filament und grössere Anthere als die mit 3, 5, 7 und 9 bezeichneten, und in derselben Weise zeichnen sich die Staubblätter 2 im Vergleich mit 4, 6 und 8 aus; dagegen haben die Staubblätter 2 längeres Filament und kürzere Anthere als die angrenzenden Staubblätter 1. Dieses Verhalten kehrt mehr weniger ausgeprägt bei fast sämtlichen Papaveraceen wieder und bietet eine vorzügliche Stütze beim Studium des Androeceums von solchen Gattungen, wo sich die ursprünglichen Staubblattanlagen weniger leicht unterscheiden lassen als bei *Eschscholtzia*.

Weiter muss hervorgehoben werden, dass in einigen der untersuchten Blüten die Staubblätter eine abweichende Stellung aufweisen. Im Diagr. 8 von *E. caespitosa* finden wir also mitten vor dem unteren Kronenblatt ein einzelnes Staubblatt und innerhalb desselben zwei andere, welche annähernd in den Zwischenräumen der drei unteren

[1] So vielleicht bei *E. micrantha* und *E. modesta*, bei welchen Spezies nach Greene und Fedde die Anzahl der Staubblätter bis auf 4 sinken kann. Die Stellung welche sie dann einnehmen ist leider unbekannt; sie kan entweder der Formel $2^2 + 0$, oder auch der Formel $2 + 2$ entsprechen.

Petalen stehen. Es mag möglich sein, dass jenes einzelne Staubblatt den beiden entspricht, die in derselben Blüte mitten vor dem oberen Kronblatt vorhanden sind, und dass also eine Verschmelzung vorliegt, während die beiden anderen den lateralen Anlagen angehören, sich aber in der angegebenen Weise gestellt, weil die Raumverhältnisse sozusagen dazu einluden. Im Diagr. 12 der *E. tenuifolia* steht rechts unten ein Staubblatt im Intervall zwischen zwei Kronenblättern, und da hier kein Grund für das Abweichen von der Normalstellung vorzuliegen scheint, so könnte man sich vorstellen, dass dieses Staubblatt durch Verschmelzung der beiden entstanden, die in Fig. 4 (S. 13) die Nummern 5 und 6 tragen; möglich ist jedoch auch, besonders da es sich hier um eines der innersten Staubblätter handelt, dass seine Stellung vor dem Kronblattintervall in derselben Weise wie bei *Roemeria* und gewissen anderen Gattungen zu erklären (siehe S. 44 und Fig. 14) und also daraus herzuleiten ist, dass zwei Staminalanlagen an ihren Flanken verschmolzen und dass ein Androeecalglied gerade am Vereinigungspunkt entstanden ist. Die Hungerserie von *E. tenuifolia* weist ebenfalls abnorme Stellungsverhältnisse auf: so z. B. Diagr. 1 (oben und unten) und Diagr. 5 (rechts); ferner noch Diagr. 8, wo in jedem der beiden unteren Kronblattintervalle ein Staubblatt vorhanden ist. In jedem einzelnen dieser Fälle eine vollkommen exakte Deutung der Anomalien zu geben, scheint kaum möglich, dass sie aber von Reduktionserscheinungen und dadurch hervorgerufenen Verschiebungen abhängig sind, lässt sich überhaupt nicht bezweifeln, da die betreffenden Diagramme sämtlich von ausgeprägten Hungerformen herrühren; dass die Reduktionserscheinungen nicht nur im Wegfallen gewisser Glieder bestehen, sondern in wesentlichem auf Verschmelzungen beruhen, kann man aus den Stukturverhältnissen der bereits erwähnten Diagrammen 3, 6, 8 (oben) und 10 schliessen. Hier liegen also unzweifelhaft Beispiele von Reduktionsphänomenen solcher Art vor, wie sie Čelakovský (1895) beschrieben, denen aber dieser Verfasser meiner Meinung nach ein häufigeres Vorkommen innerhalb der Familie der Papaveraceen zuerkannt hat, als sie tatsächlich besitzen.

Was die Krone betrifft, ist der Umstand zu bemerken, dass man nicht selten einzelne Blätter gelappt findet. So ist in Diagr. 5 von *E. tenuifolia* eins der inneren Petalen ungefähr bis zur Mitte gespalten, und die unregelmässige Anordnung der innerhalb desselben stehenden Staubblätter ist ohne Zweifel eine Folge davon. Bei *E. Parishii* finden wir einen oder zwei Seitenlappen an äusseren oder inneren Kronenblättern in den Diagrammen 19, 29, 35 und 36. Im Diagr. 12 derselben Spezies ist ein inneres Kronenblatt bis zum Grunde in drei gleichgrosse, selbständige Blätter geteilt, ganz übereinstimmend mit dem für *Sanguinaria* typischen Befund, und im Zusammenhang damit ist die Staubblattstellung, wie in der Figur angegeben, modifiziert. — Schliesslich ist zu erwähnen, dass Benecke (1882, 375, Taf. III, Fig. 5) in den drei Blüten eines Exemplares von *E. californica* die inneren Petalen verdoppelt gefunden hat, und zwar in der Weise, dass die vier Glieder des inneren Kronenkreises ganz dieselbe Stellung hatten wie die Petalen der Cruciferen.

In bezug auf das Pistill mag angeführt werden, dass ich in drei Blüten der *E. Parishii* (vergl. Diagr. 6, 15 und 35) die Karpidenstellung von der transversalen etwas abweichend gefunden; in der einen (Diagr. 35) erreichte die Deviation etwa 45°, so dass die vier Narben diagonal standen. Mediane Orientierung der Karpiden ist jedoch nie beobachtet worden.

Schliesslich verdient eine Blüte von *E. caespitosa* wegen der zahlreichen und interessanten Anomalien, die sie aufzuweisen hat (vergl. nebenstehende Fig. 6), eine genauere Beschreibung. Sie rührt von einem verhältnismässig schwach entwickelten Individuum her. Von den äusseren Petalen ist das eine tief zweilappig, das andere in zwei selbständige Blätter gespalten. Von den inneren ist das eine ungefähr bis zur Mitte gespalten; das andere ist in ein in jeder Hinsicht ganz normales Staubblatt umgewandelt, eine Erscheinung, der ich bei *Eschscholtzia* sonst nicht begegnet, die aber bei reduzierten Blüten anderer Papaveraceengattungen, z. B. *Roemeria*, *Meconella*, u. a., sehr oft beobachtet wird. — Das Androeceum besteht nur aus einem einzigen Staubblatt, das seinen Platz mitten vor dem einen Gliede des bis zum Grunde gespaltenen Kronenblattes hat. Dieser Umstand, dass das Staubblatt nicht mitten vor dem doublierten Kronenblatt, sondern mitten vor der einen Hälfte desselben steht, ist von einem gewissen Interesse. Man muss nämlich infolgedessen voraussetzen, dass mitten vor der anderen Hälfte ein Staubblatt abortiert, das mit dem vorhandenen ein Paar hätte bilden sollen, und vor dem opponierten Kronenblatt wäre dann ein entsprechendes Staminalpaar als gänzlich unterdrückt zu betrachten. Denkt man sich vier Staubblätter vorhanden, müssten diese folglich zwei über den äusseren Petalen stehende Paare bilden. Nun gibt es, wie bereits erwähnt, zwei kleinblütige Spezies, *E. micrantha* und *E. modesta*, die zuweilen mit nur vier Staubblättern auftreten. Die Anordnung derselben ist aber leider unbekannt. Der Bau der hier berücksichtigten Blüte macht es jedoch recht wahrscheinlich, dass das Androeceum von *Eschscholtzia*, wenn es aus nur vier Gliedern besteht, eher der Formel $2^2 + 0$ als $2 + 2$ entspricht, mit anderen Worten, dass dann die inneren Androecealanlagen steril geblieben sind, und dass also Übereinstimmung nicht mit *Hypecoum* sondern mit *Pteridophyllym* vorhanden ist. — Die Ausbildung des Gynaeceums ist gleichfalls von Interesse. Das eine Karpid ist offen, so dass die Samenanlagen nackt zu Tage treten, im Übrigen ist es, von seiner schwachen Krümmung abgesehen, normal entwickelt. An seiner Spitze läuft es in einen langen dorsalen Narbenfaden aus, trägt aber an jeder Seite von diesem noch einen anderen kurzen Narbenlappen als Fortsetzung der Ränder und Plazenten. Das andere Karpid ist in

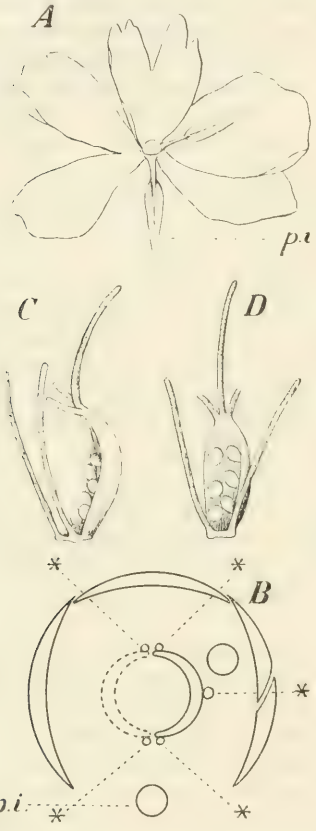


Fig. 6. — Abnorm ausgebildete Blüte von *Esch. cæspitosa*. — A. Die Blüte von oben gesehen (Gynæceum weggelassen). — B. Diagramm. *p. i.* das in ein Staubblatt umgewandelte innere Petalum; ✳ Narbenzipfel. — C. Das Gynæceum, von vorn gesehen (das linke Karpid zu zwei langen Narbenzipfeln reduziert). — D. Gynæceum, von der linken Seite gesehen.

seinem Ovarialteile fast ganz unterdrückt; besonders ist hervorzuheben, dass seine Mittelpartie zu einer niedrigen querlaufenden Wulst reduziert ist, und dass in Verbindung hiermit jede Andeutung des terminalen Narbenlappens fehlt. Dagegen sind aber die beiden lateralen Narben um so viel kräftiger ausgebildet, indem sie zu Fäden von derselben Länge wie der Terminallappen des ersterwähnten Karpids ausgewachsen sind. Das Vorhandensein von randständigen Narben an den in dieser Blüte untereinander ganz freien Fruchtblättern scheint mir einen unwiderleglichen Beweis für die Richtigkeit von EICHLER's Auffassung abzugeben, dass die Überzähligkeit der *Eschscholtzia*-Narbe in erster Reihe dadurch hervorgerufen ist, dass die Karpiden an der Spitze gespalten sind, eine Annahme, die FEDDE (1909, 39) als »gesucht und ganz überflüssig» bezeichnet.

Hunnemannia SWEET.

Den allgemeinen Blütenbau dieser Gattung wie auch der gleichfalls zur Gruppe *Eschscholtzieae* gehörenden *Dendromecon* BENTH. und *Petromecon* GREENE betreffend verweise ich auf die Darstellung FEDDE's in »Das Pflanzenreich». Über das Androeceum, das bei allen drei Gattungen polyandrisch ist, liegen keine eingehende Untersuchungen vor, und ich habe auch keine solche unternommen. Von *Hunnemannia fumariifolia* SWEET habe ich zwar im hiesigen botanischen Garten blühende Exemplare aufgezogen, die Staubblätter sind aber bei dieser Gattung so zahlreich und so dicht gestellt, dass es kaum möglich gewesen wäre, sich von ihrer Anordnung ein klares Bild zu machen, um so mehr, als das Beobachtungsmaterial ziemlich spärlich war.

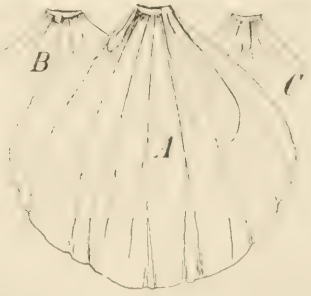


Fig. 7. Kronblätter einer Blüte von *Hunnemannia*, von aussen gesehen.

Eine Anomalie in der Krone einer Blüte von *Hunnemannia* finde ich jedoch richtig hier zu erwähnen. Sie wird durch die nebenstehende Fig. 7 illustriert, die die beiden äusseren Petalen (A & B) sowie eines der inneren (C), sämtlich von aussen gesehen, darstellt. An diesen Petalen gehen von dem niedrigen Querwulst an der Aussenseite des Blattgrundes akzessorische Blattbildungen aus, die an den Petalen B und C recht unansehnlich, am Kronenblatt A aber etwas grösser sind. Durch ihre ranunkelgelbe Farbe und ihren Glanz stimmen diese Bildungen mit den Petalen selbst überein. Am Petalum A ist das kleinere Anhängsel seiner Mittellinie entlang, und zwar im grösseren Teil seiner Länge, einem Nerven des Kronenblattes angewachsen; das grössere dagegen ist nur in seinem unteren Sechstel in derselben Weise angewachsen. Die Ränder sind überall frei. Querschnittserien durch das Kronenblatt A haben gezeigt, dass die akzessorischen Blattbildungen hinsichtlich ihrer inneren Struktur eine inverse Orientierung im Verhältnis zum Petalum selbst aufweisen. In den Nerven des grösseren Anhängsels ist also vollkommen deutlich zu ersehen, dass der Xylemteil dem Kelch, der Phloëmteil der Krone zugekehrt ist. An den Petalen und ihren Anhängseln wenden sich also gleichwertige Seiten gegen einander.

Da dies für die sogen. Doppelspreitigkeit charakteristisch ist, so ist es unzweifelhaft, dass wir hier mit dieser Erscheinung zu tun haben. Die akzessorischen Petalenbildungen der betreffenden *Hunnemannia*-Blüte sind folglich zunächst mit der »Catacorolla» von *Sinningia* (*Gloxinia*) *speciosa*[1] zu vergleichen.

Papaver L.

Auch was diese Gattung betrifft, ist es hauptsächlich das Androeceum, gewissermassen jedoch auch das Gynaeceum, welches eine eingehendere Untersuchung erfordert. Im Übrigen ist ja der Blütenbau, wenigstens in seinen Grundzügen, wohlbekannt.

In bezug auf die Stellung der beiden Kelchblätter kann man sagen, dass sie im Allgemeinen die Spirallinie fortsetzen, die von den unterhalb der Blüte inserierten Blättern gebildet wird. An der Hauptachse stehen also die Kelchblätter annähernd in Alternation mit den beiden obersten Stengelblättern.[2] An den Seitenachsen ist die Orientierung des Kelches wechselnd. Sie ist median, wenn die Achse ein einziges laterales Vorblatt oder zwei wohlentwickelte besitzt, sowie auch wenn sie mehrere Vorblätter trägt und die beiden obersten annähernd transversal stehen. Die Kelchstellung wird aber transversal, wenn Vorblätter an der Seitenachse ganz fehlen oder wenn z. B. drei existieren, von denen das oberste median steht; ausnahmsweise kann sie auch in Fällen, wo zwei laterale Vorblätter zugegen sind, doch transversal sein, nämlich wenn diese ungewöhnlich klein sind. Obgleich also die Stellung der Kelchblätter oft transversal ist, habe ich es für angemessen gehalten, in den Diagrammserien, die meine Darstellung begleiten, die Blüten so zu orientieren, als ob die Kelchstellung durchgehend median wäre, und zwar weil dadurch der Vergleich mit anderen Gattungen erleichtert wird. — Der Deckungsmodus der Kelchblätter ist auch mit einigen Worten zu erwähnen. Bei *P. Rhoeas* L., *P. somniferum* L., *P. orientale* L., *P. bracteatum* Lindl., *P. atlanticum* Ball, *P. lateritium* C. Koch und *P. nudicaule* L. deckt jedes Kelchblatt mit seiner rechten Kante, oder man findet auch — wenn auch selten — das eine mit beiden Rändern das andere umfassend. Auch bei *P. apulum* Ten. ist die Kelchpräfloration fast immer konvolutiv, dann aber in entgegengesetzter Richtung: unter 20 Blüten hatten nämlich 19 Deckung mit der linken Kelchblattkante aufzuweisen; in der zwanzigsten deckte das eine Kelchblatt mit beiden Rändern. Bei *P. hybridum* L. schliesslich scheint der letztere Deckungsmodus vorherrschend zu sein: er kam in 8 von 11 in bezug hierauf untersuchten Blüten — meist jedoch Terminalblüten — vor, während in den 3 übrigen die Deckung konvolutiv war. Die Art der konvolutiven Deckung scheint, wie übrigens auch bei *Roemeria* und *Glaucium*, durch den Verlauf der unterhalb der Blüte befindlichen Blattspirale bestimmt, so dass die linke Kelchblattkante die deckende wird, wenn sich diese Spirale links dreht, dagegen die rechte falls die Spirale rechtsläufig ist.

[1] Siehe z. B. M. T. Masters Pflanzenteratologie, ins Deutsche übertragen von U. Dammer, Fig. 239 (Leipzig 1886); J. Velenovský Vergleichende Morphologie der Pflanzen, Fig. 261 (Prag 1905—10).

[2] Nach Eichler (1878, II, 195) sollte das erste Kelchblatt dem obersten Laubblatt gegenüber stehen, was ich jedoch nicht bestätigt gefunden habe. Die Divergenz zwischen den betreffenden beiden Blättern hat sich nämlich stets kleiner als $^1/_2$ erwiesen.

Die vier Kronenblätter, die ihr Längenwachstum fortsetzen, nachdem dieses beim Kelch aufgehört hat, und demzufolge in der ausgewachsenen Knospe stark verknittert liegen, bilden zwei distinkte, untereinander und mit dem Kelch alternierende Kreise, von denen der äussere in der Knospe den inneren umfasst. In jedem Kreis ist die Präfloration bald imbrikativ, bald konvolutiv, und im letzteren Falle findet man bald den rechten, bald den linken Blattrand frei. In den verschiedenen Kreisen ist die Präfloration sehr oft ungleich und im innern nicht selten offen. Die inneren Petalen sind auch gewöhnlich etwas, bei gewissen Spezies, z. B. *P. hybridum*, bedeutend schmäler als die äusseren.

Androeceum.

Payer (1857, 219, Pl. 47), der seine Beobachtungen über das Androeceum auf die vielleicht meist polyandrische Art der Gattung, nämlich *P. bracteatum*, beschränkt zu haben scheint, spricht sich folgendermassen aus: »Dans les Papaver, les étamines sont tellement nombreuses, qu'on ne peut constater qu'une seule chose, c'est qu'elles apparaissent successivement de la base au sommet».

Hofmeister (1868, 474—5), der einerseits die erwähnte Spezies und das nahestehende *P. orientale*, andrerseits auch *P. somniferum* untersucht hat, behauptet, dass bei allen drei »die ersten Staubblätter in den Interstitien der 6 Kronenblätter[1] erscheinen; und von da schreitet die Anlegung von Staubblättern gegen die sechs Längsstreifen der Blütenachse über der Mittellinie jedes Petalum vor. Nachdem so ein erster, vielzähliger (bei *P. somniferum* 15—30-zähliger) Staubblattwirtel gebildet ist, entsteht mit ihm alternirend ein zweiter gleichzähliger, und so fort in steter Alternation bis zur Erreichung der Vollzahl der Stamina.»

Benecke, der vorzugsweise *P. somniferum* untersucht, hat in seiner ersten Publikation (1880, 339) nur konstatieren können, »dass sich zuerst mit den Kronblättern alternirend je 1 oder 2 Staubgefässe zeigen.» In seiner zweiten Schrift (1882, 376, Taf. III Fig. 6) gibt er unter Anderem folgendes an: »Zwischen den vier Kronblättern wird nicht stets nur je ein Staubblatt gebildet, sondern ich fand zuweilen, dass hier theilweise Verdoppelung intritt, indem sich in einer Lücke zwei Staubgefässe zeigen. In sehr häufigen Fällen, bei Gegenwart mehrerer weiterer Kreise, standen im zweiten Staubblattquirl vier Paare vor den Kronblättern, die also mit den Gliedern des ersten Staubblattkreises paarweise alternirten; oft aber waren die Staubgefässe auch hier theils einzeln, theils zu zweien aufgetreten. Der tritte alternirende Kreis zeigte meist vier verdoppelte Glieder. Für den vierten Wirtel konnte nichts mit einiger Sicherheit festgestellt werden, noch weniger für die folgenden, da späterhin in den älteren Kreisen starke Verschiebungen stattfinden, wodurch die Möglichkeit der Orientirung aufhört. Wahrscheinlich ist mir jedoch, dass die oberen Kreise reichgliedriger sind, aber wiederum glaube ich nicht, dass hier eine bestimmte Zahl constant ist, besonders, da gleich im ersten Staubblattwirtel die Anzahl der Glieder zwischen vier und acht schwankt.» Benecke beleuchtet seine Auffassung

[1] Hofmeister bezeichnet mit Unrecht diese Arten als sämtlich trimer. Trimerie kommt bekanntlich recht häufig bei den beiden ersteren vor, bei *P. somniferum* dagegen nur ausnahmsweise.

mittelst des Diagrammes, das in nebenstehender Fig. 8 A reproduziert ist, und durch folgende Formel: S 2, C 2 + 2, A $4^{(2)} + 4^2 + \ldots$, G (8—16).

Eine sorgfältige Untersuchung des Baues und der Entwickelung des Androeceums von *P. somniferum* ist von WARMING (1902, 9—11) ausgeführt worden, der für seine Beobachtungen auf experimentellem Wege hervorgebrachte, magere und oligandrische Individuen benutzt hat. Aus seiner Darstellung, die ich vermittelst Fig. 8 B zu beleuchten zweckmässig erachtet, mag folgendes hier wiedergegeben werden: »Les quatre pièces de la corolle ne naissent pas simultanément, mais bien par paires de pétales opposés. Après se montrent ordinairement quatre étamines (St^1) disposées, un peu latéralement, dans les intervalles laissés par les pétales, en face du bord des pièces externes (K^1). Ensuite se développent quatre autres étamines (St^2) sur les côtés des premières St^1 et un peu plus en face du bord des pétales internes (K^2). La fleur possède donc, en ce moment, huit organes mâles disposés par paires, en regard des espaces laissés entre les pétales, ce qui correspond avec le diagramme de Benecke. Parfois pourtant, les huit premières étamines apparaissent simultanément et, dans certains cas, les deux étamines d'une même paire sont plus ou moins soudées, de façon à rappeler un dédoublement foliaire. — Maintenant se montre une étamine nouvelle (St^3) en face de chacun des pétales externes. A ce stade, il existe encore un grand espace devant chaque pétale interne; une nouvelle étamine (St^4) vient pourtant le remplir bientôt, ce qui porte à 12 le nombre des organes mâles. — Au lieu de deux étamines St^3, il peut en apparaître deux paires devant chacun des pétales K^1; de plus, les deux St^4 peuvent se développer en même temps que les St^3, de manière qu'il naît d'emblée un verticille de six étamines. Plus tard se montrent généralement quatre nouvelles pièces (St^5) de l'androcée, en face des intervalles laissés par St^3 et St^1.»

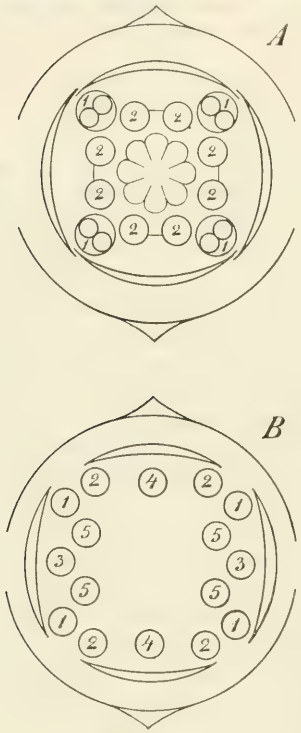


Fig. 8. — A. Reproduktion des von BENECKE (l. c.) gelieferten Diagrammes von *Papaver*. — B. Diagramm, welches die Auffassung WARMING's (l. c.) veranschaulicht.

WARMING scheint mit seiner Untersuchung zunächst bezweckt zu haben, die Frage zu entscheiden, ob die *Papaver*-Blüte durch starke Reduktion so in ihrem Bau beeinflusst werden könnte, dass sie mit dem Schema des Blütenbaues verwandter Familien in Übereinstimmung gebracht werden könnte. Er sagt: »Peut-être était-il possible de transformer les fleurs de Papaver jusqu'à obtenir le type de Crucifère ou d'une autre Rhoeadinée, caractérisé par un nombre plus restreint d'organes mâles et de feuilles carpellaires.» In dieser Hinsicht betrachtet WARMING selbst seine Resultate als negativ: »Un pistil à 2 carpelles seulement n'a pu être obtenu en aucun cas et il ne fut pas possible non plus d'obtenir

une disposition des étamines et des carpelles semblable à celle des Crucifères, de l'*Hypecoum* ou des Fumariacées.» Aus dem folgenden wird aber hervorgehen, dass bei noch stärkerer Reduktion die Übereinstimmung, was die Zahl und Stellung der Karpiden betrifft, vollständig ist (vergl. die mitgeteilten Diagramme des *P. Rhoeas* v. *subintegrum*), und dass überhaupt ein und derselbe Grundplan vorhanden ist. — WARMING hat keine auf den von ihm ermittelten Stellungsverhältnissen gestützte Deutung des Androeceums gegeben. Wahrscheinlich ist jedoch, dass er es als aus Quirlen aufgebaut betrachtet, die der Nummerbezeichnung der Staubblätter entsprechen. Unter solchen Umständen ist es von Interesse, dass WARMING die Staubblätter St^1 nicht mitten vor den Interstitien der vier Kronenblätter, sondern vor den Rändern der äussern Petalen stehend gefunden, sowie dass er St^2 betreffend eine ähnliche Stellung im Verhältnis zu den innern Petalen konstatiert hat. Die Konsequenz hiervon müsste gewesen sein, die St^1 und St^2 als paarweise den äusseren, resp. inneren Petalen entgegengesetzt zu bezeichnen — damit wäre der Schlüssel zur richtigen Erklärung gefunden gewesen — statt dessen sagt aber WARMING, dass sie paarweise in den erwähnten Intervallen stehen und dass dadurch Übereinstimmung mit dem von BENECKE mitgeteilten Diagramm erreicht wird.

BENECKE und HOFMEISTER behaupten, wie wir gesehen, kategorisch, dass die vier äussersten Staubblätter, die dem ersteren Verfasser zufolge, mitunter doubliert auftreten, in Alternation mit den Kronenblättern stehen. Im Übrigen sollte das Androeceum aus zahlreichen mit einander alternierenden Wirteln bestehen, in denen nach BENECKE und WARMING manchmal verschiedene Zahlen herrschen sollten.

Ich gehe hiermit zu meinen eigenen Untersuchungen über, und will zunächst einige Worte über das Material und die Methode sagen, die in bezug auf diese Gattung zur Verwendung kamen.

Den Bau des Androeceums bei den perennen, meistens hochgradig polyandrischen Typen erforschen zu suchen, habe ich als vergebliche Mühe erachtet. Statt dessen habe ich die Untersuchungen auf eine Anzahl annueller Spezies eingerichtet, deren Blütenbau, wie es sich gezeigt hat, von den äusseren Lebensbedingungen stark beeinflusst wird, und von denen es folglich leicht gewesen, in der Natur oder durch Hungerkulturen Individuen zu erhalten, die einen mehr weniger vereinfachten Bau des männlichen sowohl wie des weiblichen Apparates aufzuweisen hatten. Die Arten, die Material für meine Studien geliefert, sind also: *P. Rhoeas* L. mit var. *subintegrum* WILLK. &. LGE., *P. dubium* L. var. *Lecoquii* (LAMOTTE) FEDDE, *P. Argemone* L., *P. apulum* TEN., *P. hybridum* L., *P. somniferum* L.

In Betreff der Untersuchungsmethode ist hervorzuheben, dass, wo es galt, die Entstehungsfolge der Staubblätter zu ermitteln, es in der Regel äusserst schwer, oft sogar unmöglich gewesen, durch direkte Beobachtungen ein klares Bild der Verhältnisse zu gewinnen, weil bei den untersuchten Spezies die sämtlichen Staubblätter einer Blüte einander in der Regel von den früheren Stadien bis zum Öffnen der Antheren in der Entwickelung folgen. Für den erwähnten Zweck ist deshalb eine mehr indirekte Untersuchungsmethode zu benutzen gewesen, die sich auf die schon von WARMING gemachte Erfahrung gründet, dass »le nombre restreint d'étamines des individus nains est tout simplement dû à un arrêt dans le développement de l'androcée», mit anderen Worten darauf,

dass in reduzierten Blüten die zuerst verschwindenden Staubblätter die bei der betreffenden Art jüngsten sind, die am längsten persistierenden dagegen die ältesten; die Gültigkeit dieses Satzes, der vollkommen mit den direkten Beobachtungen in bezug auf *Eschscholtzia* übereinstimmt, habe ich mit Hilfe von Mikrotomschnitten durch sehr junge Knospen in einigen Fällen auch betreffs *Papaver* konstatieren können. Serien von in verschiedenem Grade reduzierten Blüten geben deshalb, nach aller Erfahrung zu urteilen, ein zuverlässiges Bild der Entwickelungsfolge der Staubblätter bei den betreffenden *Papaver*-Arten, und schon dieser Umstand ist ein Grund für mich gewesen, das ganze *Papaver*-Material, das ich mit Rücksicht auf das Androeceum untersucht, in Form von Diagrammserien vorzulegen.[1] — Die Beobachtungen über die topographische Anordnung der Staubblätter sind an gewissen Arten, wie *P. somniferum* und *P. dubium*, mit einer gewöhnlichen Loupe ausgeführt; bei anderen Spezies wie *P. Argemone*, *P. hybridum* und *P. Rhoeas* var. *subintegrum* habe ich mich dagegen in grossem Umfang der Mikrotomschnitte bedient, die besonders exakte Bilder der Topographie des Androeceums liefern. In den Diagrammzeichnungen ist der Platz der verschiedenen Staubblätter mit grösst möglicher Genauigkeit angegeben.

Die erste Frage, die sich zur Beantwortung hervorhebt, gilt die Anordnung der vier äussersten Staubblätter. Da jedoch der ringförmige Teil der Blütenachse, der die Staubblätter trägt, bei den am wenigsten polyandrischen Formen sehr dünn ist, und es sich folglich oft als schwierig herausstellt, beim ersten Anblick zu entscheiden, welche Staubblätter tatsächlich zuäusserst stehen, so ist gleich hier hervorzuheben, dass die betreffenden Staubblätter, die in einigen Diagrammen mit 1 bezeichnet sind, bei sämtlichen Arten daran zu erkennen sind, dass die Filamente etwas kürzer als bei den übrigen sind, oder jedenfalls deutlich kürzer als bei denen, die innerhalb der inneren Kronenblätter stehen. — Wir wenden uns nun in erster Linie der Diagrammserie zu, die *P. somniferum* repräsentiert. Mustern wir hier einige der komplizierteren Blüten, z. B. Diagr. 1—14, so finden wir die betreffenden Staubblätter an die Interstitien zwischen den vier Kronenblättern grenzend oder, wie sich Warming ausdrückt, »en face du bord des pièces externes (de la corolle)» stehend, aber keineswegs in Alternanz mit den Petalen, wie es Hofmeister und Benecke angegeben. Gehen wir zu etwas einfacher gebauten Blüten über, z. B. Diagr. 41—60, so finden wir zwar das Verhältnis wieder, dass die fraglichen Staubblätter mitten vor den Rändern der äusseren Kronenblätter stehen, da aber in diesen Blüten die Petalen eine schmälere Basis haben (was in den Zeichnungen nicht angegeben ist), so sind die Staubblätter hier noch weiter von der Mitte der Intervalle entfernt zu finden, und betrachten wir schliesslich die aller einfachsten Fälle, wo, wie in Diagr. 76—82, das Androeceum bis auf die betreffenden vier Staubblätter allein reduziert ist, so sind sie hier zu je zweien einander gegen die Transversallinie der Blüte so nahe gerückt, dass kein Zweifel darüber herrschen kann, dass sie paarweise den äusseren Kronenblättern entgegengesetzt sind. Tatsächlich ist in solchen Blüten der Abstand zwischen den beiden Gliedern desselben Paares zwei- bis viermal kleiner als zwischen Staubblättern verschiedener Paare, wie z. B. aus dem nach einem Mikrotomschnitt ausgeführten Diagr. 82 ersichtlich ist. Dass in den komplizierteren

[1] Die zu *P. apulum* und *P. dubium* v. *Lecoquii* gehörenden Diagrammserien haben jedoch kein grösseres Interesse geboten, als dass ich gemeint habe, sie ganz auslassen zu können.

Fällen die beiden Glieder eines Paares so weit von einander abgerückt sind, hängt offenbar von dem starken Wachstum in peripherischer Richtung ab, den die Blütenachse beim Hinzukommen von neuen Staubblättern zwischen den beiden ursprünglichen aufzuweisen hat. Die vier äussersten Staubblätter sind also bei *P. somniferum* paarweise den äusseren Kronenblättern entgegengesetzt; dasselbe ist bei allen übrigen von mir untersuchten Arten der Fall, und es unterliegt wohl demnach keinem Zweifel, dass dasselbe Verhältnis in der ganzen Gattung herrscht.

Auf die vier soeben behandelten Staubblätter (St^1) folgen nach WARMING vier andere, die in unseren Diagrammserien und in Fig. 8 B mit »2» bezeichnet sind. Für *P. somniferum* ist dieses Entwickelungsstadium des Androeceums in Diagr. 46—49 sowie in 54 und 55 zu finden. Auch diese Staubblätter, die hier im Text als St^2 bezeichnet werden mögen, grenzen an die Zwischenräume der vier Kronenblätter. In polyandrischen Blüten, z. B. in Diagr. 1—14, stehen sie folglich weit von einander entfernt, kommen aber zugleich den vier erst besprochenen (St^1) ganz nahe, und ich bin zu der Überzeugung gelangt, dass BENECKE, als er von Staubblattpaaren spricht, die in den Kronenblattzwischenräumen durch Verdoppelung eines dort befindlichen Staubblattes entstanden seien (vergl. Fig. 8 A), zu einem solchen Paare ungleichwertige Elemente zusammengerechnet hat, nämlich teils ein Staubblatt St^1 und teils ein St^2; in keinem einzigen Falle sind mir nämlich solche Verdoppelungen zu Gesicht gekommen, wie sie BENECKE beschreibt, und die seiner Angabe zufolge nicht selten sein sollten.[1] Dass die Staubblätter St^1 und St^2 tatsächlich ungleichwertig sind und folglich nicht zu Paaren zusammengeführt werden können, die mit den Kronenblättern alternieren, geht unzweideutig einerseits aus den längeren Filamenten der St^2, andrerseits auch daraus hervor, dass in halbgefüllten Blüten, wo also eine Anzahl von Staubblättern im Begriff ist, sich in Kronenblätter umzuwandeln, dieser Umwandlungsprocess bei St^1 viel weiter fortgeschritten ist als bei St^2. So sind in Diagr. 33—40 von *P. somniferum* die St^1 überall in mehr weniger typische, wenngleich schmale und an der Spitze oft 2-spaltige Kronenblätter umgewandelt, während die St^2 noch die Antheren behalten haben und entweder eine grössere Breite des Filamentes aufweisen oder auch in bezug auf diese Partie den Charakter normaler Staubfäden beibehalten haben; derselbe deutliche Unterschied tritt uns in solchen Blüten von *P. Rhoeas* entgegen, wo die Umwandlung der Staubblätter in Petalen nicht weiter vorgeschritten als in den Diagr. 10, 11, 13, 14 und 18 letzterer Art der Fall ist. — Wir gehen jedoch zu der Frage von der topographischen Anordnung der St^2 zurück, die, wie soeben erwähnt, in polyandrischen Blüten ziemlich weit von einander entfernt stehen. In stärker reduzierten, wie in Diagr. 16—36, sind sie jedoch zu je zweien mehr der Medianlinie der Blüte genähert, und in noch einfacheren Fällen ist diese Gruppierung sehr augenfällig. Es ist also offenbar, dass bei *P. somniferum* die St^2 tatsächlich paarweise den inneren Petalen entgegengesetzt sind; aus gleichen Gründen gilt dasselbe von den übrigen von mir untersuchten Arten und folglich in aller Wahrscheinlichkeit von der Gattung überhaupt.

[1] Wenn der Quirl 1 BENECKE's in angegebener Weise »verdoppelt» ist (wie in Fig. 8 A), so besteht er also zweifelsohne aus den 8 Staubblättern, die in Fig. 8 B mit 1 und 2 bezeichnet sind. Die in BENECKE's Quirl 2 eingehenden Elemente müssen also richtigerweise eine höhere Ordnungsnummer tragen.

Im Zusammenhang mit diesem Resultat ist folgender Umstand von grösster Bedeutung. Ein Blick auf gewisse Diagramme, z. B. 66 und 67 von *P. somniferum*, zeigt uns, dass wenn innerhalb eines inneren Kronenblattes nur ein Staubblatt vorhanden ist, dieses oft eine laterale Stellung einnimmt, weshalb ein ebenfalls lateral stehendes Schwesterstaubblatt desselben als unterdrückt anzunehmen ist. Solche Stellungsverhältnisse, die also angeben, dass nicht ein einzelnes sondern zwei Staubblätter über den inneren Petalen »typisch» vorkommen, scheint zwar bei *P. somniferum*, wie auch bei *P. Argemone*, vorherrschend zu sein. Auch bei diesen Arten finden sich jedoch nicht selten Blüten, wo ein einzelnes Staubblatt mitten vor einem inneren Kronenblatt steht; wir sehen diesen Fall oben in Diagr. 37 und 60 realisiert, ferner sowohl oben wie unten in Diagr. 50, 51 und 65 des *P. somniferum*, wie auch unten in Diagr. 13 und 19 und oben in Diagr. 33 von *P. Argemone*. Was *P. hybridum* betrifft, so ist das letztere Verhältnis bei mageren Individuen sogar zur Regel geworden, wie teils aus den Diagr. 4—10, 12, 13, 15, 16, 20 hervorgeht, teils auch daraus, dass man in noch stärker reduzierten Blüten, wie sie die Diagr. 18, 19, 21, 23, 26, 27, 29 wiedergeben, vor einem inneren Kronenblatt — oder beiden — sehr oft ein glandelähnliches Gebilde antrifft (in den Figuren punktiert), das offenbar ein in der Entwicklung gehemmtes Staubblatt darstellt und das hier konstant mitten vor dem betreffenden Kronenblatt steht.[1] Diese mediane Stellung eines vor einem inneren Kronenblatt befindlichen Staubblattes berechtigt offenbar zu der Annahme, dass die vier den inneren Petalen paarweise opponierten St^2 nicht nur bei *P. hybridum* sondern auch z. B. bei *P. somniferum* und *P. Argemone* einen zwei-zähligen Quirl repräsentieren, dessen Glieder jedoch in gut entwickelten Blüten stets durch ein Staubblattpaar vertreten sind. Ist aber diese Annahme in bezug auf die St^2 wohlbegründet, so muss es auch berechtigt sein, die St^1, die ja ebenfalls innerhalb ihrer Petalen Paare bilden, als einen 2-zähligen (obgleich immer durch zwei Staubblattpaare vertretenen) Quirl aufzufassen. Bei *Eschscholtzia* konnte, wie wir bereits (vergl. S. 17) gesehen, ohne Schwierigkeit ein direkter Beweis für die Richtigkeit dieser Auffassung erbracht werden, indem bei verschiedenen Spezies die beiden zu einem Paare gehörenden Staubblätter öfters in verschiedenem Grade mit einander vereint auftreten. Bei *Papaver* hingegen ist ein solches Verhältnis so äusserst selten, dass es kaum an und für sich als Beweis gelten kann. Diagr. 13 des *P. Argemone* — das einzige Beispiel hiervon, das ich anführen kann — zeigt jedoch im Verein mit Fig. 9 b die beiden zu einem inneren Kronenblatt gehörenden Staubblätter bis zur Mitte der Filamente hinauf vereint. Dass man bei *Papaver* so äusserst selten auf solche Übergänge zwischen ganz getrennten und vollständig verschmolzenen Gliedern eines Staubblattpaares trifft, mag jedoch damit zusammenhängen, dass bei dieser Gattung die Filamente — jedenfalls am Grunde — so ausserordentlich fein sind, dass man fast sagen könnte, sie wären auf das Gefässbündel allein reduziert; da also fast kein verbindendes Mesophyll vorhan-

[1] Dass gerade bei *P. hybridum* das über den inneren Petalen befindliche Staubblattpaar bei eintretender Reduktion fast immer durch ein einzelnes, median stehendes Staubblatt ersetzt wird, mag gewissermassen davon abhängig sein, dass die betreffenden Kronenblätter bei dieser Art am Grunde ungewöhnlich schmal sind und dass sie sich bei weiterer Reduktion leicht in Organe mit noch schmälerer Basis umwandeln, nämlich in mehr weniger typische Staubblätter, wie in sämtlichen Diagr. 11—40 der Fall ist. Die letztere Umwandlung ist später eingehender zu besprechen.

den ist, lässt sich leicht einsehen, dass die Gefässbündel entweder ein einheitliches Staubblatt oder auch zwei bis zum Grunde freie bilden müssen. Der Umstand, dass man bei *Papaver* nie weder partielle noch vollständige Verschmelzung der Glieder derjenigen Staubblattpaare begegnet, die den äusseren Kronenblättern entgegenstehen und demnach nie über diesen Petalen ein einzelnes Staubblatt antrifft — denn wenn nur eins vorkommt, nimmt es, wie aus Digr. 44—50 von *P. Argemone*, 35—40 von *P. hybridum*, 3—13 von *P. Rhoeas* v. *subintegrum* ersichtlich, eine solche Stellung ein, dass ein Schwesterstaubblatt als unterdrückt anzunehmen ist — erlaubt ebenfalls eine mechanische Erklärung, nämlich dass die äusseren Kronenblätter bei ihrer Anlage eine weit grössere Breite an der Basis erreichen als die inneren, womit dann für die innen davor zur Entwickelung kommenden Staubblätter grösserer Platz geschaffen und eine Tendenz sich weiter von einander zu entfernen hervorgerufen wird. Ich sehe es also als vollkommen berechtigt an, die acht jetzt besprochenen Staublätter (St^1 und St^2) als zwei 2-zählige Quirle (der äussere immer, der innere meistens verdoppelt) repräsentierend aufzufassen, die unter einander und mit den beiden Kronenblattquirlen alternieren.

Nach der Anlage der St^1 und St^2 sollten nach WARMING zwei weitere Staubblätter (St^3) entstehen, nämlich die in Fig. 8 B, S. 24, mit 3 bezeichneten.[1] Auffallend oft kommt es jedoch vor, dass die St^3 angelegt werden, ehe noch der mediane Staubblattquirl St^2 vollständig ist, oder zuweilen sogar bevor noch ein einziges Glied desselben hervorgetreten. So zeigen uns die Diagr. 40, 43, 44 von *P. somniferum*, wie die St^1 an beiden Seiten der Blüte zugegen sind, obgleich nur drei Glieder des Quirles St^2 entwickelt sind; in Diagr. 52, 53, 58, 59, 63 selbiger Art findet sich an der einen Seite der Blüte ein St^3, obgleich der Quirl St^2 nur durch drei, zwei oder ein Staubblatt vertreten ist; schliesslich findet sich in Diagr. 71, 74, 75 auch ein St^3 vor, während noch kein einziges St^2 angelegt ist. Bei *P. Argemone* finden wir etwas ähnliches in Diagr. 15—18 und in Diagr. 24 und 31. Fast regelmässig lassen sich entsprechende Verhältnisse bei *P. hybridum* konstatieren, wie aus den Diagr. 11—27 hervorgeht;[2] besondere Aufmerksamkeit ist hier Diagr. 17 und 18 zu widmen, wo beide St^1 zugegen sind, aber kein einziges St^2; ebenso fehlen diese gänzlich in Diagr. 19 und 21—27. Mit der Tatsache, dass St^3 so oft gleichzeitig mit oder früher als St^2 auftreten, stimmt das Verhältnis überein, dass bei sämtlichen untersuchten Arten die Filamente der erstgenannten Staubblätter konstant kürzer oder wenigstens nicht länger als die der letzteren sind: wie schon bei der Behandlung von *Eschscholtzia* hervorgehoben, ist es nämlich innerhalb der betreffenden Familie die Regel, dass ein äusseres,

Fig. 9. — *Papaver Argemone*. — a. Ein oben gespaltenes St^1 (Diagr. 1, rechts) nebst einem der inneren Staubblätter. — b. Die zwei innerhalb des unteren Kronenblattes im Diagr. 13 stehenden Staubblätter. — c. Die vier innerhalb des linken Kronenblattes im Diagr. 16 stehenden Staubblätter.

[1] Jedes von ihnen kann, wie WARMING hervorhebt, durch ein Paar ersetzt sein, wovon uns beispielsweise Diagr. 18 von *P. somniferum*, Diagr. 4 von *P. hybridum* u. s. w. Fälle vorführen.

[2] Die Diagr. 4—10 sind hier nicht mitgerechnet, weil das mitten vor einem inneren Kronenblatt stehende Staubblatt, wie bereits dargelegt, ein Staminalpaar vertritt, und der Quirl St^2 in diesen Blüten somit als vollzählig zu betrachten ist.

d. h. früher angelegtes Staubblatt ein kürzeres Filament besitzt als ein darauf folgendes. Mit demselben Faktum stimmen auch gewisse andere Verhältnisse überein, die nicht selten in Blüten hervortreten, wo die äusseren Staubblätter ganz oder teilweise in Petalen umgebildet sind. So finden wir rechts im Diagr. 7 des *P. somniferum* und links in Diagr. 33 und 37 derselben Art ein petaloides Staubblatt St^3 am einen Rande gedeckt aber mit dem anderen ein St^1 deckend; dasselbe ist der Fall an beiden Seiten in den Diagr. 6 und 14 von *P. Rhoeas*, und in Diagr. 10 (links) und Diagr. 11 (rechts) frappiert es einen, dass ein St^3 mit seinen beiden Rändern die benachbarten St^1 deckt. Solche Deckungsverhältnisse wären ja weniger überraschend, falls die St^3 gleichzeitig mit oder unmittelbar nach den St^1 entstanden, indem sie dann auf Verschiebungen infolge der zunehmenden Breite der Organe zurückzuführen sein könnten; fast unerklärlich würden sie aber erscheinen, wenn die St^3 wirklich so spät angelegt wären, dass auch die St^2 ihnen vorangegangen wären. Schliesslich verdient es noch hervorgehoben zu werden, dass in Diagr. 33—40 von *P. somniferum* sowie in Diagr. 10, 11, 13, 14, 16 von *P. Rhoeas* die Umbildung in Petalen bei den St^3 weiter fortgeschritten ist als bei den St^2, indem jene mit den St^1 u. A. durch das Fehlen von Antheren übereinstimmen, während dagegen die St^2 noch solche besitzen oder von dem betreffenden Umbildungsprozess gar nicht berührt worden sind. — Das soeben Angeführte lässt deutlich erkennen, dass die St^3 sehr oft, bei gewissen Spezies meistens, gleichzeitig mit oder noch früher als die St^2 angelegt werden.

Nach den St^3 sollten zufolge Warming zwei in der Medianlinie der Blüte stehende neue Staubblätter (St^4), in Fig. 8 B, S. 24, mit 4 bezeichnet, folgen. Diese sollten zuweilen gleichzeitig mit den St^3 angelegt werden, und jedenfalls sollten sie früher als die vier Staubblätter St^5 in der betreffenden Figur entstehen. Eine Durchmusterung der Diagrammserien zeigt jedoch, dass die für St^4 und St^5 angegebene Reihenfolge keineswegs immer die wirklich vorhandene ist. In Diagr. 13, 16 und 17 von *P. somniferum* sehen wir also wie, obgleich noch kein einziges St^4 angelegt ist, alle die vier St^5 oder doch wenigstens drei von ihnen schon vorhanden sind. Ganz dasselbe ist in Diagr. 12—14 von *P. Rhoeas* und in Diagr. 4 von *P. Argemone* der Fall.

Die hier erwiesenen Verhältnisse, dass die St^3 recht oft, oder bei gewissen Spezies meistens zur gleichen Zeit oder früher als die St^2 angelegt werden, und dass in gleicher Weise die St^5 oft früher als die St^4 entstehen, zeigen uns, dass der Versuch das *Papaver*-Androeceum in eine grössere Zahl distinkter Quirle zu zerlegen tatsächlich vergeblich ist. Bei *Eschscholtzia* war eine solche Aufteilung möglich, weil die Androecealglieder zu je zweien oder vieren in deutlichen Zeitintervallen und in regelmässiger Alternation auftraten; auch dort besassen jedoch die so zu unterscheidenden »Quirle» eine so geringe Selbständigkeit, dass es sich als natürlicher herausstellte, sie zu 2 – 2 Anlagen zusammenzuführen. In bezug auf *Papaver* wird man direkt zu der letzterwähnten Auffassung als der allein mit den faktischen Befunden zu vereinenden geführt. Tatsächlich kann man bei dieser Gattung nur zwei Quirle unterscheiden, einen äusseren durch St^1 als Initialglieder repräsentierten und einen inneren mit den Initialgliedern St^2. Das *Papaver*-

[1] Das einzige Beispiel hiervon, das mir begegnet, wird durch Diagr. 19 von *P. somniferum* illustriert.

Androeceum ist folglich als von 2 + 2 unter einander und mit den Kronblattquirlen alternierenden, in eine wechselnde Zahl von Staubblättern aufgelösten Anlagen aufgebaut zu betrachten. Dass der Grundplan des Androeceums tatsächlich der erwähnte ist, wird durch den Befund bekräftigt, dass die Karpiden, wenn sich ihre Anzahl auf 2 herabbringen lässt (vergl. *P. Rhoeas v. subintegrum*, Diagr. 4, 6—13, 15—26), konstant eine entsprechende Stellung einnehmen und also mit den inneren Anlagen alternieren. — Gleichwie die äusseren Kronenblätter sind bei *Papaver* auch die äusseren Staubblattanlagen immer kräftiger entwickelt als die inneren, was vielleicht, wenigstens gewissermassen, eine Erklärung der soeben hervorgehobenen Neigung der St^3 und St^4 sich gleichzeitig mit oder früher als die St^2 resp. St^4 zu entwickeln, abgibt.

Wir haben gesehen, dass in einfacher gebauten Blüten die äusseren Androeceal anlagen allein durch die St^1, die inneren durch die St^2 allein repräsentiert sind. Die Art und Weise des Hinzutretens neuer Staubblätter lässt sich gewöhnlich nicht direkt beobachten, und speziell ist es mir nie gelungen, in dieser Hinsicht die Relationen zwischen den St^3 und den St^4 bei der Anlegung der ersteren zu konstatieren. Wahrscheinlich ist jedoch, dass das Hinzukommen von neuen Gliedern ebenso wie bei *Eschscholtzia* auf Verzweigung von den Gefässbündeln der primären beruht. Infolge des geringen Zeitunterschiedes in der Anlegung beispielsweise von St^1 und St^3 sind jedoch die Gefässbündel in den ersteren kaum früher ausdifferenziert als in den letzteren, weshalb sich der Prozess selbst nicht beobachten lässt; ausserdem tritt die Verzweigung so tief unten ein, dass die neu hinzukommenden Glieder von Anfang an vollkommen von den bereits vorhandenen unabhängig erscheinen. Fälle kommen jedoch vor, wo sich die Verzweigungsprozedur so hoch oben vollzieht, dass sie den Charakter einer Spaltung annimmt. Wir sehen dies links im Diagr. 16 des *P. Argemone*, wo zwei Staubblätter St^3 in ihrer oberen Hälfte frei, unten jedoch vereint sind (vergl. Fig. 9 C, S. 29), und Diagr. 1 derselben Art zeigt uns rechts in der Blüte eins der hier vollkommen freien St^3 im Begriff sich aufs Neue zu teilen (vergl. Fig. 9 A, S. 29). Diese beiden Blüten liefern Beispiele für die Teilung in peripherischer Richtung. Zwei Blüten von *P. Rhoeas* weisen Spaltungen in radialer Richtung auf und illustrieren somit die Entstehung von Staubblättern, die einem neuen »Quirl» angehören. So zeigt Diagr. 9 der erwähnten Spezies unten zwei am Grunde vereinte Staubblätter, von denen das eine innerhalb des anderen steht, und Diagr. 11 zeigt rechts zwei am Grunde vereinigte, in Petalen umgewandelte Staubblätter, das eine den St^1, das andere den St^3 angehörend (siehe auch Fig. 12 B). — Die angeführten Fälle sind allerdings recht gering an Zahl, der Umstand aber dass zwei von ihnen sich auf *P. Argemone* beziehen, also auf die Spezies, welche sich unter den untersuchten durch die breitesten Filamente auszeichnet, und dass es sich im dritten um Staubblätter handelt, die in Petalen, also in verhältnismässig breite Organe umgewandelt sind, scheint mit Bestimmtheit darauf hinzudeuten, dass das spärliche Vorkommen direkt wahrnehmbarer Spaltungserscheinungen von der Schmächtigkeit der Filamente bei der betreffenden Gattung abhängt. Es mag somit vollkommen berechtigt sein anzunehmen, dass auch in den meist polyandrischen *Papaver*-Blüten die Staubblätter durch Spaltung von 2 + 2 primitiven Anlagen entstanden sind.

Was die topographische Anordnung der neu hinzugekommenen Staubblätter be-

trifft, so hat diese, von den einfacher gebauten Blüten abgesehen, bei der bezüglichen Gattung grosse Unregelmässigkeit aufzuweisen. Diagr. 12 und 16 von *P. somniferum* sowie Diagr. 12 und 13 von *P. Rhoeas* liefern einzelne Beispiele für Blüten mit vollkommen gesetzmässiger Anordnung der Staubblätter, wo diese eine Zahl von 14 bis 16 erreichen. Bei höherer Staubblattzahl ist es aber, wie sich aus den Diagrammserien ergibt, so gut wie unmöglich eine Blüte anzutreffen, wo nicht die regelmässige Topographie, die bei *Eschscholtzia* Regel war, der einen oder anderen Störung ausgesetzt wäre; sogar in Anlagen die einander entsprechen, trifft man äusserst selten die Glieder so angeordnet, dass die Staubblattgruppen Spiegelbilder von einander darstellen. Die bedeutenden Unregelmässigkeiten in der Topographie des Androeceums, die ich im Gegensatz zu BENECKE nicht im Stande bin als Folgen von Verschiebungen aufzufassen, weil sie sich auch in ganz jungen Blütenknospen konstatieren lassen, unterstützen augenscheinlich die Auffassung, dass es nicht aus zahlreichen selbständigen Quirlen aufgebaut ist, sondern aus 2 + 2 Anlagen, die unabhängig von einander in einzelne Staubblätter aufgespalten sind. — In bezug auf die Anordnung der Staubblätter erheischt es eine besondere Erklärung, dass man in den Diagr. 3, 5, 6 und 10 von *P. somniferum* ein Staubblatt in jedem der Zwischenräume zwischen den vier Petalen[1] findet (dasselbe ist auf drei Stellen im Diagr. 2 und auf einer im Diagr. 1 derselben Art der Fall). Hierbei ist genau zu bemerken, dass ein so orientiertes Staubblatt immer zu den innersten der betreffenden Blüte gehört, was auch aus der grösseren Länge der Filamente ersichtlich ist; in keinem einzigen Fall hat irgend welches der äusseren Staubblätter die bezügliche Stellung aufgewiesen. Es verhält sich hiermit offenbar so, dass die vier Androeccalanlagen, die ungefähr dieselbe Ausdehnung wie die Basalteile der Kronblätter besitzen, einwärts mit ihren Flanken zusammenfliessen können (wie die schematische Figur S. 43 angibt), und da die Anlagen nicht zum mindesten an ihren Flanken befähigt sind, Staubblätter auszubilden, so kann es nicht befremden, in Blüten mit reichlicher entwickeltem Androeceum gerade die inneren Staubblätter in der betreffenden Stellung zu finden. Bei der nahestehenden Gattung *Roemeria* werden wir übrigens sehen, wie die Androeccalanlagen auf einem gewissen Reduktionsstadium in der Form von langgestreckten, den Kronenblattbasen parallel verlaufenden Wülsten auftreten, die einander in weniger stark reduzierten Blüten mit den Flanken berühren; hier wird dann irgend eins der inneren Staubblätter gerade in ein Kronblattintervall gestellt werden können.

Gynaeceum.

Was das Gynaeceum betrifft, so haben wir uns hier hauptsächlich mit der Zahl und Stellung der Karpiden zu beschäftigen. Der Bau des Ovariums und das Verhalten der Narben sind Fragen, die bereits ihre endgültige Erklärung erhalten haben; betreffs derselben ist nur auf die Darstellungen von EICHLER und FEDDE zu verweisen.

Die Anzahl der Karpiden ist von EICHLER (1878, 191) als 4—5 bei *P. Argemone*, 7—8 bei *P. dubium*, 9—12 bei *P. Rhoeas* und 7—15 bei *P. somniferum* angegeben, und nach

[1] Diese Staubblätter sind in den Diagrammen mit ⊙ bezeichnet.

FEDDE (1909, 36) wechselt sie in der Gattung überhaupt zwischen 4 und 18. Es ist jedoch WARMING (1902, 9) geglückt, auf experimentellem Wege die Karpidenzahl des verhältnismässig polykarpidischen *P. somniferum* bis auf 3 herabzubringen; dieselbe geringe Zahl tritt uns zuweilen bei *P. dubium* v. *Lecoquii* sowie auch bei *P. Argemone* und *P. hybridum* entgegen (siehe die Diagrammserien, Taf. 9—11). Die Zahl 2 scheint jedoch bisher nie beobachtet worden zu sein, und WARMING sagt von seinen Versuchen mit *P. somniferum:* »Un pistil à 2 carpelles seulement n'a pu être obtenu en aucun cas.» In einer von mir hergestellten Hungerkultur von *P. Rhoeas* v. *subintegrum*, die 43 einblütige, beim Öffnen der Knospe nur 1—3 Cm. hohe Individuen umfasste, hatte jedoch, wie aus der Diagrammserie, Taf. 11, hervorgeht, eine einzelne Blüte 4 Karpiden, während fünf 3 hatten; alle übrigen Blüten also 86 % der ganzen Anzahl, besassen bloss 2 Karpiden. Da bei den verschiedenen Formen des *P. Rhoeas* nach FEDDE die Zahl der Karpiden zwischen 5 und 18 schwankt, unterliegt es keinem Zweifel, dass bei mehreren anderen annuellen Spezies ebenso ausgeprägte Hungerformen gleichfalls die Zweizahl im Gynaeceum aufweisen werden.

Das Resultat des erwähnten Versuches mit *P. Rhoeas* v. *subintegrum* gewinnt noch an Bedeutung, wenn es mit der Tatsache zusammengehalten wird, dass in sämtlichen Blüten mit zweizähligem Gynaeceum die Karpiden mit den Kelchblättern alternieren und zwar unabhängig von der Zahl und Anordnung der Staubblätter (vergl. z. B. Diagr. 4, 6 & 7 mit Diagr. 15—26). Die Auffassung, dass das zweizählige und mit dem Kelch alternierende Gynaeceum ein ursprüngliches Entwickelungsstadium der *Papaver*-Blüte darstellt, in welches sie durch das bezügliche Experiment zurückgeführt wurde, muss nämlich als durch das Ergebnis desselben berechtigt angesehen werden.

Hieraus folgt aber, dass das bei allen jetzt lebenden *Papaver*-Formen normal pleiomere Pistill entweder durch Spaltung der ursprünglichen Karpiden oder durch Interposition von neuen entstanden zu denken ist. Jener Prozess lässt sich tatsächlich recht oft direkt aufweisen. Im Diagr. 23 des *P. Rhoeas* v. *subintegrum*, das nach einem Querschnitt einer mikrotomierten Blütenknospe ausgeführt ist, sehen wir also links ein Karpid von normalen Dimensionen, während sich rechts zwei kleinere Karpiden von etwas verschiedener Grösse vorfinden, die zusammen nur ungefähr dem halben Umkreis des Pistills entsprechen. Da nun an der unter dem Narbenstrahl (*) liegenden Plazenta nur eine Reihe von Samenanlagen vorhanden ist, an den übrigen aber wie sonst bei dieser Hungerform wenigstens zwei Reihen, und da uns diejenigen Schnitte der Serie, die die Narbenscheibe getroffen, zeigen, dass der Narbenstrahl (*) geringere Länge als die übrigen besitzt, so ist es unzweifelhaft, dass wir hier mit einer nicht ganz vollzogenen Teilung des rechten Karpids zu tun haben. Wäre der Prozess in jeder Hinsicht zum Abschluss gelangt, würden u. A. zweifellos die Verschiedenheiten in Breite, die die Karpiden aufzuweisen haben, ausgeglichen worden sein, und wir hätten ein normal entwickeltes dreizähliges Pistill vor uns gehabt, wo jedoch die Karpidenanordnung von der Weise abhängig sein würde, in der jener Ausgleich stattgefunden. Eine Spaltung des linken Karpids hätte natürlich in einem trimeren Pistill mit anderer Orientierung der Karpiden resultieren müssen, und es

versteht sich folglich ohne weiteres, dass schon bei Dreizahl die Karpidenstellung recht verschieden sein kann. — Diagr. 39 a und 65 von *P. somniferum* liefern Beispiele für die Entstehung der Vierzahl. Im letzteren Diagramm hat sich die Spaltung des linken Karpids ganz vollzogen, im rechten hingegen, wie auch in beiden Karpiden im Diagr. 39 a ist sie unvollständig geblieben, was sich in der abgeplatteten Form der betreffenden Fruchtblätter zu erkennen gibt, sowie auch in der Schwäche ihrer seitlichen Plazenten und in der Kürze der über diesen stehenden Narbenstrahlen. In beiden diesen Fällen ist die Vierzahl dadurch zustande gekommen, dass zwei transversale Karpiden ungefähr zur gleichen Zeit gespalten worden sind; den Ausgangspunkt hat hier ein dimeres Pistill gebildet, und als Resultat haben sich folglich vier diagonal stehende Karpiden und vier ortogonal orientierte Narbenstrahlen ergeben. Diese Stellung der Karpiden und Narben in einem tetrameren Pistill ist jedoch durchaus nicht konstant: wie sich aus den Diagrammserien

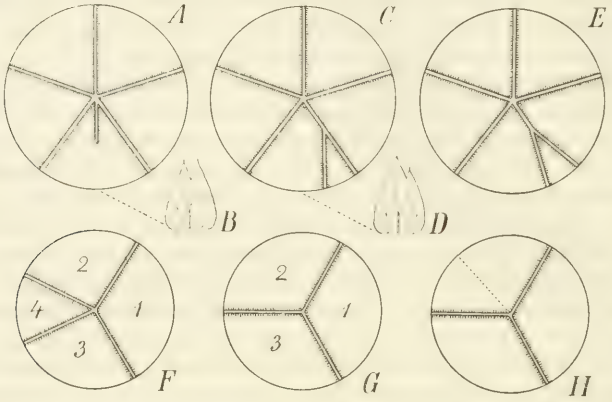


Fig. 10. — A, C, E—H. Die Narbenfläche einiger *Papaver*-Früchte. — B & D. In verschiedener Weise gespaltene Kelchblätter von *Comarum palustre*. — A & C zeigen, wie sich das untere der fünf Karpiden an der Spitze in der gleichen Weise wie die Kelchblätter B & D gespalten hat.

ergibt, begegnet einem nicht selten eine umgekehrte Orientierung und noch öfter allerei Zwischenstellungen. Ein Beispiel, das erklärt, wie solche Abweichungen, die dem ersten Anschein nach schwerverständlich erscheinen, zustande kommen können, bietet Diagr. 34 des *P. hybridum*. Der Ausgangspunkt der Vierteilung ist hier, wenn man es soausdrücken will, nicht in einem dimeren, sondern in einem trimeren Pistill zu erblicken, d. h. das Gynaeceum hat sich in seiner Entwickelung zuerst auf Trimerie eingestellt, worauf Spaltung in dem einen der drei Karpiden eingetroffen (dass diese nicht zu Ende geführt worden ist, geht aus der Kürze des entsprechenden Narbenstrahls hervor); das Resultat eines solchen Vorganges wird selbstverständlich eine von der diagonalen abweichende Karpidenorientierung, die sich in diesem Falle der ortogonalen nähert. — Beispiele für das Entstehen der Fünfzahl liefern Diagr. 64 von *P. somniferum* und Diagr. 1 & 9 von *P. hybridum*, wo das oberste, bzw. das linke der vier Karpiden seine Spaltung begonnen oder soeben beendet hat. — Das Eintreten der Sechszahl wird durch Diagr. 1 von *P. somniferum*

und Diagr. 4 von *P. Rhoeas* illustriert. Im letzteren Diagramm ist eins der fünf Karpiden in zwei gespalten, die zusammen kaum grössere Breite als eins der übrigen besitzen; im ersteren dagegen ist die Sechszahl dadurch zustande gekommen, dass zwei von den vier ursprünglichen Karpiden ungefähr zur gleichen Zeit gespalten worden sind. — In sämtlichen bisher vorgeführten Fällen hat sich die Karpidspaltung so vollzogen, dass das Fruchtblatt in zwei gleich grosse Hälften geteilt worden ist; die Spaltung ist mit anderen Worten an der Spitze des Karpids eingetreten, wie es die nebenstehenden schematischen Figg. 10 A und B angeben. Selbstverständlich kann man sich jedoch auch denken, dass sich ein Karpid in zwei ungleiche Hälften teilen könnte, wie es tatsächlich oft vorkommt, z. B. im Kelch gewisser Rosaceenblüten, wenn in denselben die Zahl von 4 oder 5 zu 5 bzw. 6 übergeht; die Spaltung fängt dann nicht an der Spitze des Karpids an, sondern, wie es die Figg. C und D zeigen, ein Stück herab an einem Rande, wobei das eine Segment zunächst den Charakter eines Anhängsels des anderen erhält. Dieser Spaltungsmodus findet sich höchst wahrscheinlich im Diagr. 3 des *P. somniferum* realisiert. Beim ersten Blick könnte man wohl geneigt sein, das oben stehende, kleine Karpid als durch Interposition hinzugekommen anzunehmen, zieht man aber in Betracht, dass die in Fig. C vorhandenen Formverhältnisse höchst wahrscheinlich während der weiteren Entwickelung des Pistills sich zur Übereinstimmung mit Fig. E ändern würden, oder es jedenfalls leicht könnten, so wird die Annahme wahrscheinlicher, dass auch in dieser Blüte die gesteigerte Karpidenzahl durch Spaltung erfolgt ist, die sich aber gerade nach dem letzterwähnten Schema vollzogen hat. — Der einzige Fall, der sonst als Beispiel für Karpidenvermehrung durch Interposition in Betracht kommen könnte, wäre der in Diagr. 39 von *P. Argemone* veranschaulichte, wo die Narbenscheibe das in Fig. F dargestellte Aussehen zeigt. Hier könnte man sich offenbar vorstellen, dass Karpid 4 in einem ursprünglich trimeren, in Übereinstimmung mit Fig. G gebauten Pistill zwischen den Karpiden 2 und 3 selbständig entstanden. Andererseits liegt aber auch die Möglichkeit vor, dass sich das eine oder andere Karpid in etwas ungleiche Hälften gespalten haben kann, z. B. der punktierten Linie in Fig. H entlang; denkt man sich die Breitendimensionen der verschiedenen Karpiden nachträglich etwas ausgeglichen, erhält man nämlich auch auf diesem Wege die in dem Diagramm und in Fig. F angegebene Karpidstellung. — Kein unzweifelhaftes Beispiel von Karpidenvermehrung durch Interposition liegt also vor.

Da sich also in zahlreichen Fällen Karpidenspaltungen haben direkt nachweisen lassen, und nichts darauf hindeutet, dass die Vermehrung der Karpidenzahl in anderer Weise zustande kommt, und da ferner die wechselnden Stellungsverhältnisse, die die Fruchtblätter aufweisen, sich ungezwungen durch die erstgenannte Prozedur erklären lassen, muss die Schlussfolgerung als berechtigt anzunehmen sein, dass das in gewöhnlichen Fällen pleiomere *Papaver*-Gynaeceum durch Teilungen zweier mit den Kelchblättern und den inneren Staubblattanlagen alternierenden Karpiden während der phylogenetischen Entwickelung der Gattung entstanden ist.

Unter solchen Umständen wird der Blütenbau von *Papaver* in allem Wesentlichen derselbe wie bei *Eschscholtzia*, indem er sich durch folgende Formel wiedergeben lässt, wo sich sämtliche Quirle in kontinuierlicher Alternation befinden:

$$S\,2,\ C\,2 + 2,\ A\,2^{m} + 2^{m-n},\ G\,2^{p}.$$

Abgesehen von gewissen ausgeprägten Reduktionsfällen, auf die wir gleich zurückkommen, ist in dieser Formel m gewöhnlich eine recht hohe Zahl, besonders bei den perennen und grossblütigen Formen, und übrigens, je nach dem Üppigkeitsgrad des Individuums und der Ordnungsfolge der Achse, welche die Blüte repräsentiert, bei ein und derselben Spezies grossem Wechsel unterworfen; sogar in derselben Blüte ist m oft eine verschiedene Zahl in den beiden einander entgegenstehenden Anlagen. Was n betrifft, so ist diese Zahl sehr selten = 0 (so doch in Diagr. 19, 54 und 55 von *P. somniferum*); gewöhnlich ist es = 1, 2 oder einer höheren Zahl, indem die inneren Staubblattanlagen, wie bereits erwähnt, fast immer merkbar schwächer sind als die äusseren. Im Übrigen wechselt n in derselben Weise wie m. Noch unbeständiger ist p, welches bei *Eschscholtzia* konstant = 1 war; bloss bei ausgeprägten Hungerformen hat es bei *Papaver* letzteren Wert, und sehr häufig repräsentiert es verschiedene Zahlen in den verschiedenen Seiten derselben Blüte.

Reduktionserscheinungen.

Wir haben soeben gesehen, dass sich die Karpidenzahl von *Papaver* auf zwei herabbringen lässt. Da aber das dimere Pistill aus bereits angegebenen Gründen als dem Grundtypus auch dieser Gattung entsprechend anzusehen ist, so ist dieses genau genommen kaum als ein Reduktionsphänomen zu betrachten oder wenigstens nicht gewissen Erscheinungen an die Seite zu stellen, die uns im Androeceum und in der Krone begegnen.

Das Androeceum betreffend haben wir gefunden, dass bei mageren Individuen jede der äusseren Staubblattanlagen allein durch das Staminalpaar St[1] repräsentiert sein kann. In derartigen Blüten können auch die inneren Staubblattanlagen durch ein Staminalpaar (beispielsweise in Diagr. 54 und 55 von *P. somniferum*) oder durch ein demselben entsprechendes einzelnes Staubblatt (beispielsweise im Diagr. 65 derselben Art) vertreten sein. In den aller meisten Fällen sind jedoch schon in solchen Blüten die inneren Androecealanlagen so schwach, dass sie gar nicht im Stande gewesen, Staubblätter auszubilden. Wir sehen dies in Diagr. 76 und 77 (letzteres 6 verschiedene Blüten repräsentierend) sowie in Diagr. 78—81 von *P. somniferum*,[1] in Diagr. 35 (welches 16 verschiedene Blüten repräsentiert), und Diagr. 36—43[2] von *P. Argemone*, in Diagr. 1 und 2 von *P. Rhoeas* v. *subintegrum* sowie in Diagr. 30—34 von *P. hybridum*. Auch in zahlreichen anderen Blüten mit derselben oder einer etwas reicheren Ausbildung der äusseren Anlagen findet man bei letzterer Art die Staubblätter der inneren Anlagen ganz verschwunden oder auch — z. B. in Diagr. 18, 21, 23, 29 — durch ein sitzendes bzw. kurz gestieltes drüsenähnliches Gebilde ersetzt, das ohne Zweifel eine in ihrer Entwickelung gehemmte Anthere vorstellt (siehe Figg. 11 i & k).[3]

[1] Dasselbe ist übrigens schon in Diagr. 71, 74, 75 derselben Art der Fall.

[2] Von diesen repräsentieren die Diagr. 40 und 41 nicht weniger als 26, bzw. 17 verschiedene Blüten.

[3] Nebenbei mag hier auf die Topographie im Diagr. 35 von *P. Argemone* hingewiesen werden. Falls es nicht durch die Diagrammserie im Ganzen ausser Zweifel gestellt wäre, dass ein innerer Staubblattquirl hier verschwunden ist, würde man wohl leicht in Versuchung geraten, das Androeceum als aus einem einzigen, vierzähligen und mit den Kronblättern alternierenden Quirl bestehend aufzufassen, und da das Gynaeceum hier aus vier mit

Die Reduktionen im Androeceum können sich jedoch weiter fortsetzen, so dass auch die äusseren Anlagen ganz oder teilweise das Vermögen Staubblätter zu bilden verlieren. Diagr. 44—50 von *P. Argemone* zeigen uns also, wie von den vier St[1] schliesslich nur noch das eine Glied zurückgeblieben ist. Desgleichen ist das Verhältnis in Diagr. 35- 40 von *P. hybridum*, bei welcher Spezies jedoch oft einzelne Glieder in Gestalt einer sitzenden oder kurz gestielten Drüse übrig geblieben sind (Figg. 11 l—n). In Hungerkulturen des *P. Rhoeas* v. *subintegrum* ist schliesslich die Reduktion so weit vorgeschritten, dass in den 27 Blüten, die durch Diagr. 14—26 vertreten sind, das Androeceum vollständig unterdrückt ist.

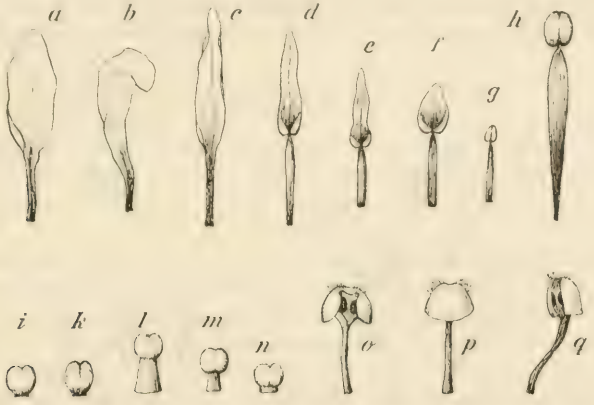


Fig. 11. — a—g. Innere Kronblätter, die im Begriff sind, sich in Staubblätter umzuwandeln. — a & b von *Papaver Argemone*. a oberes Kronblatt des Diagr. 50; b dasselbe des Diagr. 47. — c—g von *P. hybridum*. c unteres Kronblatt des D. 1; d dasselbe des D. 23; e dasselbe des D. 21; f oberes Kronblatt des D. 31; g dasselbe des D. 30. — h Normales Staubblatt (des Androeceums) von *P. hybridum*. — i—n. Zu drüsenähnlichen Bildungen reduzierte Staubblätter von *P. hybridum*. i & k innerhalb eines inneren Kronblattes stehend (D. 21 bzw. D. 23); l—n innerhalb eines äusseren Kronblattes stehend (l oben links in D. 37, m & n oben rechts bzw. oben links in D. 39). — o—q. Innere Petalen von *P. Rhoeas* f. *subintegrum* (Hungerform), die in offene, mit Ovula versehene Karpiden umgewandelt sind; o von innen, p von aussen, q von der Seite (die Ovula sind schwarz gezeichnet).

Gleichzeitig mit dem Verschwinden des Androeceums tritt uns eine andere Erscheinung entgegen, die in verschiedener Hinsicht von Interesse ist. Sie ist schon in Diagr. 47, 49 und 50 von *P. Argemone* zu bemerken, wo wir eins der inneren Kronblätter mit einem dün-

den Staubblättern alternierenden Karpiden besteht, könnte man leicht eine ganz falsche Vorstellung von dem Blütenbau überhaupt erhalten, um so mehr da dieses Diagramm 16 verschiedene Blüten repräsentiert. Überraschend mag es jedenfalls scheinen, dass die Karpiden in so vielen Blüten ortogonale Stellung aufweisen, und nicht diagonale wie in Diagr. 36, das nur drei verschiedene Fälle repräsentiert. Bei der obigen Besprechung des Gynaeceums ist jedoch erwiesen worden, dass ein vierzähliges Pistill durch Spaltung des einen Karpids eines dreizähligen entstehen kann, und dass die Orientierung der Fruchtblätter dann unberechenbar wird, weil sie davon abhängig ist, welches Karpid in zwei gespalten wird, sowie von der Weise, in welcher sich der Ausgleich der verschiedenen Breite der Karpiden vollzieht. Wenn man den mächtigen Einfluss in Betracht zieht, den das Alternationsprinzip immer ausübt, wird es ohne weiteres klar, dass in Blüten, wo das Androeceum so gebaut ist wie in Diagr. 35, die Karpiden grosse Neigung zeigen müssen, bei ihrer endgültigen Anordnung gerade die dort vorkommende Stellung einzunehmen.

nen, filamentähnlichen Nagel und einer dagegen mehr oder weniger scharf abgesetzten, boot- oder löffelförmigen Spreite ausgerüstet finden (Figg. 11 a & b). Noch öfter und mehr ausgeprägt tritt uns dieselbe Erscheinung bei *P. hybridum* entgegen. Schon in Blüten mit so reich entwickeltem Androeceum wie in Diagr. 1—3 finden wir hier die inneren Kronblätter in der betreffenden Weise umgebildet (Fig. 11 c), und in der Mehrzahl der übrigen ist ihre Ähnlichkeit mit Staubblättern noch grösser, nicht nur dadurch, dass der Nagel in seiner ganzen Länge fadenähnlich schmal und die Spreite ganz klein, länglich und am Grunde herzförmig ist, sondern auch dadurch dass die Ränder der Laminarpartie unten angeschwollen sind, und bei mikroskopischer Untersuchung ein Komplex von Pollenmutterzellen, die von einem Tapetum umgeben sind, aufweisen (Figg. 11 d—f). In Diagr. 30—40 sind fast ausnahmslos die beiden inneren Petalen in Organe umgewandelt,

Fig. 12. — A. Rechtes Petalum im Diagr. 5 von *P. Rhoeas* nebst den innerhalb desselben stehenden, teilweise in Kronblätter umgewandelten Staubblättern. — B. Rechtes Petalum im Diagr. 11 derselben Spezies nebst den innerhalb desselben stehenden Staubblättern. Die punktierte Linie soll angeben, dass die zwei betreffenden Blätter am Grunde mit einander vereint gewesen sind.

die äusserlich vollkommen mit normalen Staubblättern übereinstimmen, und sich von solchen bloss dadurch unterscheiden, dass die Thecae kleiner und einfächerig sind und nur in der Entwickelung gehemmte Pollenmutterzellen oder verkümmerte Pollenkörner enthalten (Fig. 11 g). Bei den beiden erwähnten Arten sind jedoch die äusseren Kronblätter unverändert geblieben. Bei den Hungerformen von *P. Rhoeas* v. *subintegrum* sind dagegen nicht nur die inneren Kronblätter in der ganzen Serie vollständig in Staubblätter umgewandelt, die auch in der Hinsicht typisch sind, dass die Thecae zweifächerig sind und Massen von befruchtungsfähigen Pollenkörnern enthalten,[1] sondern hier findet man auch die äusseren Petalen einer grossen Zahl von Blüten in Staubblätter mit vierfächerigen, reichlich pollenführenden Antheren umgewandelt (Diagr. 2, 5, 12, 13, 18, 23—26). — Die Umbildung der Petalen in Staubblätter ist augenscheinlich von biologischem Gesichtspunkt aus als eine Anordnung zum Aufwiegen des Verlustes der letzten Reste des

[1] Diagr. 19—26 weisen ein besonderes Verhalten auf, zu dem wir unten zurückkommen.

Androeceums aufzufassen. Gleichzeitig stellt aber diese Umwandlung ein unzweifelhaftes Reduktionsphänomen dar. Individuen die unter günstigeren Verhältnissen aufgewachsen sind, können sich so zu sagen erlauben, die betreffenden Organe zu einem im Dienst der Pollination stehenden Schauapparat auszubilden, also zu Petalen, die dagegen, deren Loos ungünstiger ausgefallen, haben auf diesen geringen Luxus Versicht leisten müssen, und bei ihnen haben sie ihre ursprüngliche Natur von Sexualblättern beibehalten.[1] Die Leichtigkeit, womit de Umwandlung der Petalen in Staubblätter vor sich geht, scheint darauf hinzudeuten, dass die *Papaver*-Blüte nicht besonders weit von dem apetalen Typus entfernt ist. Dass eine solche Schlussfolgerung tatsächlich nicht gar zu kühn ist, wird sich aus Beobachtungen an gewissen der folgenden Gattungen herausstellen.

Anomalien.

Über teratologische Erscheinungen innerhalb der *Papaver*-Blüte gibt es schon eine reiche Literatur, vergl. Penzig (1890, 220 u. f.) und Fedde (1909, 40—47). Ich beschränkte mich deshalb darauf, hier zwei weniger häufig vorkommende Anomalien zu erwähnen.

Die eine, die eine besondere Art von Karpellomanie darstellt, ist in 14 verschiedenen Blüten beobachtet worden, alle der früher besprochenen Hungerserie von *P. Rhoeas* v. *subintegrum* angehörend (siehe Diagr. 19—26). Die Erscheinung besteht darin, dass die inneren Kronblätter, die sonst in der betreffenden Serie überall in typische Staubblätter umgewandelt sind, hier entweder zu »Stamino-Karpiden», also zu einem Mittelding zwischen Staub- und Fruchtblättern, ausgebildet sind, oder auch, wenigstens im oberen Teil, ganz den Charakter monomerer Pistille angenommen. Die Figg. 11 o—q, S. 37, zeigen das Aussehen der letzteren: die untere Partie, die dem Nagel des Kronblattes (und dem Filament des Staubblattes) entspricht, ist fast fadenfein, die obere Partie, die der Spreite (resp. Anthere) entspricht, ist stark in die Breite gezogen und trägt auf der flachen oder schwach konkavierten Innenseite zwei mit Integument versehene, sonst aber nackte Ovula, eins an jeder Seite der Mittellinie des Organes; der Gipfel der oberen Partie ist mit Narbenpapillen ausgerüstet, und die äussere Seite sowie die Flanken bedeckt ein grosser mantelähnlich herabhängender Narbenschild. In vier im Diagr. 20 vertretenen Blüten sind beide inneren Kronblätter in dieser Weise umgestaltet, und da die äusseren hier ihre Petalennatur beibehalten, fehlen in diesen Blüten männliche Organe ganz. Die Kronblätter, welche in »Stamino-Karpiden» umgewandelt sind, können verschieden entwickelt sein: unten im Diagr. 22 ist die linke Hälfte der oberen Partie als Anthere mit einem innern und einem äusseren Pollensack ausgebildet; die rechte Hälfte dagegen ist als Karpid

[1] Als ein Gegensatz hierzu, d. h. als ein Luxuriieren hat man augenscheinlich die Füllungserscheinungen (Literatur siehe Fedde [1909, 441]) aufzufassen, die darin bestehen, dass die äusseren Glieder des Androeceums petaloide Ausbildung annehmen. Es widerspricht keineswegs dieser Auffassung, dass solche Füllungserscheinungen infolge Vererbung sich auch bei schwach entwickelten Individuen offenbaren können, wie es z. B. in Diagr. 33—40, 46, 65, 69, 70 von *P. somniferum* sowie in Diagr. 10, 11, 14 und 18 von *P. Rhoeas* der Fall ist. — Fig. 12 A & B zeigt, wie bei der Umwandlung der Staubblätter in Petalen in erster Linie das Filament grössere Breite annimmt, und sodann die Anthere anfängt, sich zurückzubilden, um schliesslich ganz zu verschwinden.

entwickelt, mit Narbenpapillen und Narbenschild, aber ohne Ovula. In den zwei Blüten, die Diagr. 25 vertritt, zeigt die rechte Hälfte auswärts einen Pollensack, einwärts ein Ovulum; die andere Hälfte ist rein weiblich mit papillösem Gipfel, mit Narbenschild nach aussen und einem Ovulum nach innen. — Dass einzelne Staubblätter, oder Gruppen von solchen, bei *Papaver* zu Pistillen übergehen können, ist bekanntlich eine recht häufige Erscheinung; dass die Kronblätter dasselbe Vermögen besitzen, scheint dagegen bisher bloss ein einziges Mal beobachtet zu sein, nämlich von MAGNUS (1876, 76), der in Blüten von *P. somniferum* sämtliche Quirle aus Karpiden bestehend gefunden.

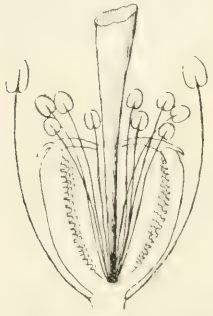


Fig. 13. — Das Ovar einer Blüte von *Pap. nudicaule* subsp. *rubro-aurantiacum*. Das Ovar ist der Länge nach geöffnet dargestellt, um die aus dessen Grunde aufsteigenden neuen Staubblätter etc. zu zeigen.

Die andere Anomalie wurde in einer Blüte von *P. nudicaule* subsp. *rubro-aurantiacum* (DC.) FEDDE angetroffen. In der Mitte der Narbenscheibe des hexameren Pistills war hier eine Öffnung vorhanden, die in die Ovarialhöhlung, deren Plazenten reichlich mit Ovula besetzt waren, herabführte. Vom Boden des Ovars erhoben sich teils einige zwanzig Staubblätter, die mit ihren Antheren mehr weniger weit aus der erwähnten, ganz engen Öffnung herausreichten, teils auch ein schmal röhrenförmiges, stark verlängertes und oben etwas erweitertes Organ von derselben intensiv purpurnen Farbe wie die Krone. Die bezüglichen Staubblätter hatten kürzere Filamente und kleinere, blassere Antheren als die normalen, das eine wie das andere augenscheinlich von ihrer späteren Anlegung abhängig. Das röhrenförmige Organ, welches von den Staubblättern umgeben war und also vom Mittelpunkt der Blüte ausging, ist unzweifelhaft als ein Pistill aufzufassen, dessen Fruchtblätter korollinische Farbe angenommen und auch sonst stark modifiziert worden sind. Die betreffende Anomalie ist also offenbar ein Fall von zentraler Prolifikation, indem der innerhalb der normalen Karpiden befindliche Teil der Blütenachse neue Serien von Sexualblättern, männliche sowohl wie weibliche, entwickelt hat.

Roemeria MEDIK.

Der Blütenbau dieser Gattung, die eine geringe Anzahl einander nahe stehender mediterraner und orientalischer Arten einschliesst, scheint bisher nicht genauer untersucht worden zu sein. In der Mehrzahl von Punkten herrscht Übereinstimmung mit *Papaver*, da aber gewisse Bauverhältnisse weitere Begründung der Richtigkeit der Schlussfolgerungen, die ich in bezug auf Androeceum und Gynaeceum letzterer Gattung vorgelegt, abgeben, so verdienen diese Organkomplexe eine ausführlichere Behandlung. — Meine Untersuchungen sind an der meist verbreiteten Art, *R. hybrida* (L.) DC., ausgeführt worden.

Die Einfügung der Blüte auf der Achse ist wie bei der Gattung *Papaver*. Die zwei beim Aufspringen der Knospe abfallenden Kelchblätter stehen also in der Endblüte annähernd in Alternation mit den beiden obersten Laubblättern; in den Seitenblüten, denen

transversale Vorblätter vorangehen — gewöhnlich zwei, zuweilen ein einzelnes — erhalten die Kelchblätter eine mediane oder doch annähernd mediane Stellung. In sämtlichen mit Rücksicht hierauf untersuchten Blüten sind sie einander mit der linken Kante deckend gefunden worden.

Die vier Kronblätter, die zwei distinkte Kreise bilden, sind in der Knospe geknittert, und die äusseren umfassen stets die inneren. Die demselben Quirl angehörenden Kronblätter decken einander in verschiedener Weise. Oft ist jedoch die Präfloration offen, besonders im inneren Kreis, wo die Blätter meist ziemlich schmal sind.

Androeceum.

Bei kräftig entwickelten Individuen ist das Androeceum polyandrisch mit bis zu 50 Gliedern oder noch mehr, bei schwächeren (vgl. die Diagrammserie, Taf. 12—14) treten ausserordentlich leicht bedeutende Reduktionen in der Anzahl der Staubblätter auf.

Die zuerst angelegten Staubblätter (St^1) sind jene vier, die in den Diagrammen mit 1 bezeichnet sind. Sie unterscheiden sich von den übrigen leicht dadurch, dass ihre Filamente konstant kürzer sind. In polyandrischen Blüten sind diese vier Staubblätter ungefähr gleich weit von einander entfernt, da aber die äusseren Kronblätter an der Basis bedeutend breiter sind als die inneren, ist es schon in solchen Blüten deutlich ersichtlich, dass sie sich keineswegs mitten vor den Kronblattintervallen befinden, sondern je zu zweien über den äusseren Petalen stehen, deren Rändern sie jedoch stark genähert sind. Mit noch grösserer Deutlichkeit tritt ihr Verhältnis zu den äusseren Petalen in oligandrischen Blüten hervor, z. B. in dem Taf. 1, Fig. 5 reproduzierten Mikrotomschnitt, der Diagr. 15 entspricht, und in solchen, wo das Androeceum auf bloss die vier betreffenden Glieder reduziert ist, ist die paarige Anordnung derselben ganz unzweideutig. Die vier äussersten Staubblätter (St^1) sind also den äusseren Kronblättern paarweise opponiert.

Auf die vier St^1 folgen, in zahlreichen Fällen jedoch nicht unmittelbar (siehe hierüber nachstehend), vier andere Staubblätter (St^2), in den Diagrammen mit 2 bezeichnet. In Blüten mit einigermassen reich entwickeltem Androeceum sind diese Staubblätter, um zwischenliegenden, später entwickelten Gliedern Platz zu geben, nahe an den Rändern der inneren Kronblätter gelegen, z. B. oben in Diagr. 2 und 4; wenn solche Zwischenglieder fehlen, wie in Diagr. 9—11 und 13—24 (siehe auch Taf. 1, Fig. 5), stehen sie dagegen zu je zweien dicht zusammen, eins zu jeder Seite der Mittellinie der betreffenden Petalen. Die vier St^2 sind also paarweise den inneren Kronblättern opponiert.

Bei schwachen Individuen ist die Gliederzahl im Kreis St^2 sehr häufig geringer als vier. So fehlt unten in Diagr. 16, 20 und 26 das eine Staubblatt, und ebenso verhält es sich sowohl oben wie unten in Diagr. 25 und 33. Dass die Minderzähligkeit hier durch Unterdrückung des einen Gliedes eines Staubblattpaares bedingt ist, geht schon aus der lateralen Stellung des rückständigen hervor, und wird ferner noch dadurch bewiesen, dass sich am Platze des abortierten oft eine wulstförmige Erhebung findet (so unten in Diagr. 16 und 26 sowie oben in Diagr. 25), die offenbar die eine, steril gewordene Hälfte

der Staubblattanlage vorstellt. Aber die Minderzähligkeit des Kreises hat weit öfter eine andere Ursache. In Diagr. 21—24, 26—32, 34, 36—39 (die zusammen 20 verschiedene Blüten repräsentieren) finden wir auch innerhalb der inneren Kronblätter bloss ein einziges Staubblatt, da aber dieses keineswegs lateral, sondern mitten vor denselben steht, entspricht es offenbar der ganzen Staubblattanlage. Die den inneren Petalen paarweise opponierten St^2 sind somit als ein 2-zähliger Quirl aufzufassen, dessen Glieder jedoch in wohlentwickelten Blüten immer doubliert sind. Den Verdoppelungsakt selbst zu beobachten, ist in keinem einzigen Falle gelungen, was jedoch unzweifelhaft damit zusammenhängt, dass die Filamente bei der betreffenden Gattung in ihrer ganzen Länge fadendünn sind (vergl. das S. 28—29 über *Papaver* gesagte). Sind aber die St^2 in angegebener Weise aufzufassen, so muss es auch berechtigt erscheinen, die gleichfalls paarweise angeordneten St^1 als einen 2-zähligen, doublierten Quirl zu betrachten, obgleich eine Vereinigung der Glieder dieser Paare nie beobachtet wurde. Wenn innerhalb eines äusseren Kronblattes nur ein einzelnes St^1 vorhanden ist, steht es nämlich immer von dessen Medianlinie entfernt, wie in Diagr. 60—68, und entspricht folglich nur der einen Hälfte der Staubblattanlage; von der anderen Hälfte bleibt zuweilen, wie in Diagr. 66, eine wulstförmige Erhebung zurück. Dass die erwähnte Verschmelzung nie zustande kommt, lässt sich jedoch gleichwie bei *Papaver* leicht dadurch erklären, dass die äusseren Petalen bei ihrer Anlegung eine bedeutend breitere Basis erhalten als die inneren; die innerhalb jener inserierten Staubblattanlagen gewinnen infolgedessen eine verhältnismässig grössere Ausdehnung in peripherischer Richtung, und man sieht deshalb leicht ein, dass zwei von den Flanken der Anlagen entspringende Staubblätter in einer gewissen Entfernung von einander oder jedenfalls ganz gesondert dastehen müssen, und zwar auch in Blüten, wo das Androeceum nur aus diesen Staubblättern besteht. In noch einfacheren Blüten, wo die Staubblattanlagen steril geworden sind, ist jedoch jedes der betreffenden Staubblattpaare durch eine Wulst vertreten, die sich immer mitten vor dem Kronblatt befindet, und die, selbst wenn sie eine längere Ausdehnung besitzt, doch immer ununterbrochen ist (vergl. Diagr. 68, 73—77, 80). — Die letzterwähnte Tatsache scheint mir die Richtigkeit des schon bei *Papaver* gezogenen Schlusses zu bestätigen, dass die St^1 und St^2 zwei 2-zählige, untereinander und mit der Krone alternierende Kreise repräsentieren, von denen aber der äussere stets verdoppelt auftritt.

Es wurde oben (S. 41) erwähnt, dass die St^2 keineswegs immer gleich nach den St^1 angelegt werden. Eine Untersuchung einer grösseren Anzahl von Blütenknospen hat als Ergebnis geliefert, dass die Staubblätter von *Roemeria* (deren Antheren sich ungefähr gleichzeitig öffnen) in akropetaler Folge und mit sehr kurzen, oft fast unmerklichen Zeitintervallen angelegt werden. In 27 Knospen konnte jedoch die Entstehungsfolge mit Bestimmtheit beobachtet werden, und es zeigte sich dabei, dass nur in 4 Fällen die St^2 unmittelbar nach den St^1 folgten; in 11 Fällen wurden die St^2 gleichzeitig mit den beiden Staubblättern angelegt, die in Diagr. 17 mitten vor den äussern Petalen stehen, und die hier wie bei *Papaver* mit St^3 bezeichnet werden mögen, und in nicht weniger als 12 Fällen zeigten sich diese St^3 früher als St^2 angelegt. In Übereinstimmung hiermit sind in geöff-

neten Blüten die Filamente der St^3 in der weit überwiegenden Mehrzahl von Fällen länger oder wenigstens nicht kürzer als die der St^2; dabei findet man auch oft die St^3 weiter unten als die St^2 inseriert. Entsprechende Unregelmässigkeiten lassen sich betreffs der Reihenfolge der zwei Staubblätter (St^4), die in Diagr. 7 über den innern Kronblättern, und der 4 (St^5), die in demselben Diagramm weiter einwärts über den äussern Petalen stehen, konstatieren. Tatsächlich herrscht Gesetzmässigkeit nur insofern, dass einerseits die St^1, St^2 und St^3 einander in angegebener Ordnung folgen, andrerseits die St^5, die immer später als die St^1 angelegt werden, von den St^4 befolgt werden. Das Androeceum von *Roemeria* als aus einer grösseren Anzahl distinkter Wirtel zusammengesetzt aufzufassen, ist somit nicht möglich. Gegen eine solche Auffassung sprechen übrigens auch die bedeutenden Unregelmässigkeiten in der topographischen Anordnung der Staubblätter. Sobald die Zahl der Staubblätter über 14 steigt, trifft man nämlich recht selten eine Blüte mit ganz symmetrischer Anordnung des Androeceums, und schon vorher ist, wie aus den Diagrammen ersichtlich, die Gesetzmässigkeit gar zu oft in irgend einer Weise gestört. Da nun diese Unregelmässigkeiten auch in jungen Blütenknospen anzutreffen sind und folglich nicht auf Verschiebungen zurückzuführen sein können, so bleibt nichts anderes möglich, als die Auffassung des Androeceums als aufgebaut aus 2 + 2 Anlagen, die in eine wechselnde Zahl von Staubblättern aufgelöst sind und unter einander und mit den Kronblattquirlen alternieren, und deren Initialglieder die St^1, beziehungsweise St^2 darstellen. Diese Deutung stimmt durchaus mit den tatsächlichen Organisationsverhältnissen der Blüte überein, und ihre Richtigkeit wird ferner noch dadurch bestätigt, dass, wenn das Gynaeceum 2-zählig ist, die Karpiden nur unter Einwirkung besonderer Umstände (hierüber im Folgenden) mediane Stellung annehmen, sonst aber immer transversal oder annähernd transversal stehen und also mit den Kelchblättern und den innern Staubblattanlagen abwechseln.

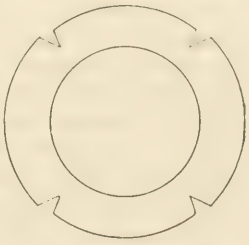


Fig. 14. — Schematisches Bild, zeigt wie die 2 + 2 primitiven Androeceumanlagen an den inneren Ecken ihrer Flanken mit einander zusammenfliessen können.

Die Entstehungsweise neuer Staubblätter in den verschiedenen Anlagen ist ohne Zweifel dieselbe wie bei *Eschscholtzia* und *Papaver*, obgleich sie hier wie bei der letzterwähnten Gattung, und zwar offenbar aus dem gleichen Grunde (vergl. S. 28 u. 29), sich äusserst selten direkt beobachten lässt. In zwei der untersuchten Blüten (Diagr. 10 & 15) ist jedoch die Verzweigungsprozedur ersichtlich: während rechts in Diagr. 10 das mitten vor dem äusseren Kronblatt stehende St^3 in zwei vollkommen getrennte Glieder zerlegt ist, sind die entsprechenden Glieder links in der Blüte noch an der Basis vereint; so ist es auch links in Diagr. 15 der Fall (vergl. auch Mikrotomschnitt, Taf. 1, Fig. 5), während rechts in demselben Diagramm das Staubblatt St^3 noch ungeteilt ist.

Es wurde bereits hervorgehoben, dass in reduzierten Blüten die Staubblattanlagen ganz steril sein können, dass jedoch ihre Basalpartien oft als wulstförmige Erhebungen innerhalb der Kronblätter vorhanden sind. Die Anwesenheit dieser Wülste gibt offenbar eine weitere Stütze für die Auffassung ab, dass das Androeceum aus nur 2 + 2 Anlagen besteht. Sie sind aber auch in einer anderen Hinsicht von Interesse. Oft sind sie

nämlich so stark gestreckt, dass sie mit einander in Berührung kommen, und zwar besonders an der inneren Ecke der Flanken (siehe Fig. 14), und da nun nicht zum mindesten die Flanken das Vermögen haben, Staubblätter zu entwickeln, so versteht man leicht, weshalb man in polyandrischen Blüten einzelne der inneren Staubblätter wenigstens annähernd mitten vor einem Kronblattintervall hingestellt finden kann. Solche Stellungsverhältnisse, die schon bei *Papaver* bemerkt worden sind, und die noch öfter beispielsweise bei *Chelidonium* anzutreffen sind, finden wir bei der vorliegenden Gattung auf drei Stellen im Diagr. 1, auf einer Stelle im Diagr. 2 und auf zwei in Diagr. 3. Die betreffenden Staubblätter sind in den Diagrammen mit ⊙ bezeichnet. Bei Untersuchung des Gefässbündelverlaufes hat es sich herausgestellt, dass ihre Bündel, wie in den Diagrammen angedeutet, meist von einem aussen davor stehenden St^1 ausgehen (so überall in Diagr. 1 und 3), aber, wie man es erwarten konnte, zuweilen auch von dem nebenstehenden St^2 (so in Diagr. 2).

Gynaeceum.

Das Gynaeceum von *Roemeria* bietet grosses Interesse dar, vor Allem dadurch, dass es in bezug auf die Karpidenzahl einen Übergang zwischen dem normal pleiomeren Pistill von *Papaver* und dem mit dem Kelch isomeren der Mehrzahl übriger Gattungen bildet. Nach Fedde (1909, 239) sollte das Gynaeceum bei *Roemeria hybrida* meistens 4-zählig sein, und kräftig entwickelte Individuen scheinen tatsächlich nicht selten mit dieser Zahl aufzutreten. Bei mässig entwickelten ist jedoch die 3-Zahl weit vorherrschend. In dem von mir genauer untersuchten Material, das grösstenteils aus Individuen besteht, die auf mehr oder weniger magerem Boden kultiviert waren, ist, wie es die Diagrammserie[1] angibt, nur in einer Blüte ein 4-zähliges Pistill angetroffen worden (Diagr. 6); in allen übrigen fanden sich entweder drei Karpide oder bloss zwei. Die letztere Zahl tritt regelmässig auf, sobald die Blüte in anderer Hinsicht bis zu einem gewissen Grade vereinfacht worden ist, und kommt nicht nur bei auf experimentellem Wege geschwächten Individuen vor, sondern recht oft auch auf den natürlichen Standorten, z. B. im südlichen Algerien und Tunesien.

Nicht weniger interessant ist die Stellung der Karpiden, wenn nur zwei vorhanden sind. Bei einem flüchtigen Blick auf die beigegebenen Diagramme kann man leicht zu der Auffassung gelangen, dass ihrer Anordnung jede Gesetzmässigkeit abgeht, indem sie bald transversale, bald mediane Orientierung einnehmen, und daneben noch allerlei schiefe Stellungen vorkommen. Aus einer genaueren Prüfung der Verhältnisse ergibt sich jedoch ein ganz anderes Resultat. In den 17 Blüten, welche die Diagr. 30, 39, 41, 73—78 und 85 repräsentieren, ist die Stellung transversal, und dasselbe ist annähernd der Fall auch in den neun, die den Diagr. 31 und 79—82 entsprechen, indem die Abweichung von der exakt transversalen Orientierung hier nur gering ist. Besonders bemerkenswert ist die transversale Karpidstellung in Diagr. 30 und 31: falls die beiden den äusseren Petalen opponierten Staubblätter einen dritten Quirl repräsentiert hätten, müssten nämlich die

[1] Gewisse Diagramme stellen das Ovar durchschnitten dar; die Mehrzahl jedoch die über den Plazenten stehenden Narbenstrahlen.

Karpiden, infolge des starken Einflusses, den das Alternationsprinzip ausübt, zweifellos median stehen. In drei durch Diagr. 63—65 vertretenen Blüten erreicht dagegen die Deviation ungefähr 45°. Ein Blick auf die Topographie dieser Blüten gibt jedoch sogleich eine befriedigende Erklärung dieser Stellungsweise: das Androeceum ist auf zwei diagonal gestellte Staubblätter beschränkt, und mit diesen gekreuzt stehen wie ersichtlich die beiden Karpiden, die also mit den nächst vorhergehenden Blattorganen alternieren. In den Diagr. 52—55 ist die Deviation so beträchtlich, dass sie sich 90° nähert, und in Diagr. 56—59 wie ebenfalls in Diagr. 83, 84, 86—90 ist die Karpidstellung exakt median. Auch dieses Stellungsverhältnis lässt sich, wenigstens in der Mehrzahl von Fällen, aus dem Blütenbau im Übrigen erklären: in den Diagr. 52—59 ist nur der äussere, aus zwei transversalen Staubblattpaaren bestehende Androecealquirl entwickelt, und in Übereinstimmung mit dem Alternationsgesetz stehen folglich die beiden Karpiden median oder annähernd median; dass in Diagr. 87—90 ein gleiches Verhältnis eintreten musste, lässt sich leicht daraus verstehen, dass die Blüte hier, abgesehen von den Karpiden, nur aus einem einzigen transversalen Blattquirl, den äusseren Petalen, besteht. Die drei Blüten, die durch Diagr. 83, 84 und 86 vertreten sind, machen allein einige Mühe, was die Erklärung der medianen Karpidstellung betrifft. Bei ihnen ist nämlich der zunächst ausserhalb stehende Blattquirl ebenfalls median orientiert. Die mediane Stellung der Fruchtblätter kann jedoch hier sehr wohl dadurch bedingt sein, dass der betreffende Quirl, der aus den inneren Petalen besteht, sehr schwach entwickelt ist, indem seine Glieder in Staubblätter umgewandelt sind (von denen in Diagr. 86 das eine sogar auf einen niedrigen Wulst reduziert ist), während dagegen die äusseren Petalen ihre Kronblattnatur behalten und durch ihre verhältnismässig kräftige Entwickelung einen dominierenden Einfluss auf die Anordnung der Karpiden gewonnen haben. — Aus dem Angeführten ergibt sich, dass in dem zweizähligen Gynaeceum die Karpiden immer transversale Stellung einnehmen, falls nicht das Alternationsgesetz infolge Reduktion in den ausserhalb stehenden Quirlen eine andere Anordnung fordert; jedenfalls bildet *Roemeria* keine Ausnahme von der Regel, dass in Blüten, wo auch die inneren Staubblattanlagen fertil sind, die beiden Karpiden sich in Alternation mit diesen und den Kelchblättern befinden. Unter solchen Umständen und da Zweizahl im Pistill eine recht häufige Erscheinung ist, ist die Auffassung als vollkommen berechtigt zu betrachten, dass das dimere Gynaeceum ein ursprüngliches Stadium in der Entwickelung der *Roemeria*-Blüte repräsentiert, auf das sie sich unter weniger günstigen äusseren Verhältnissen leicht zurückführen lässt. Hieraus ergibt sich aber auch eine Stütze für die entsprechende Auffassung in bezug auf *Papaver*, wo das Gynaeceum nur in ausgeprägten Hungerkulturen zweizählig zu finden ist.

Wie Trimerie im Pistill von *Roemeria* zustande kommen kann, geht aus Diagr. 32, 61 und 68 hervor. Im ersteren Diagramm haben wir rechts ein Karpid, das etwa dem halben Umfang des Pistills entspricht, und links ein anderes ungefähr gleich grosses, das jedoch im Begriff steht sich in ein oberes grösseres und ein unteres bedeutend kleineres Segment zu spalten. Dass die Spaltung hier unvollständig geblieben, geht daraus hervor, dass der Narbenstrahl links bedeutend kürzer als die übrigen ist, und da der betreffende

Narbenstrahl nicht das Zentrum der Narbenscheibe trifft, ist es einleuchtend, dass die Zweispaltung des fraglichen Karpids nicht an dessen Spitze, sondern ein Stück herab an seiner rechten Kante seinen Anfang genommen hat; die Spaltungsprozedur verläuft also in diesem Falle nach dem in Fig. 10 C, S. 34, gegebenen Schema. In Diagr. 61 findet sich gleichfalls ein unvollständig in zwei gespaltenes Karpid vor. Hier sind jedoch die beiden Segmente gleich gross, und die Prozedur befindet sich auf einer solchen Stufe, dass eine klare Auffassung der definitiven Anordnung der drei Fruchtblätter ermöglicht wird: der eine Narbenstrahl fällt, wie bei zahlreichen Blüten in der betreffenden Diagrammserie, median. Diagr. 68 schliesslich, wo ebenfalls ein unvollständig in zwei gleichgrosse Hälften gespaltenes Karpid vorkommt, zeigt uns, wie die Stellung der drei Karpiden, falls sie volle Entwicklung erreicht hätten, höchst wahrscheinlich eine solche geworden wäre, dass der eine Narbenstrahl transversale Orientierung erhalten hätte, eine Anordnung, die bei Dreizahl im Gynaeceum tatsächlich die häufigste ist.

Diagr. 6 stellt, wie erwähnt, den einzigen Fall von Tetramerie dar, der in dem Blütenmaterial angetroffen wurde, das zum Gegenstand genauerer Untersuchung gemacht wurde. Da die Karpiden hier diagonal stehen, kann man sich offenbar die Tetramerie dadurch entstanden vorstellen, dass sich die beiden primitiven transversalen Karpiden zur gleichen Zeit in zwei gespalten, also in Übereinstimmung mit Fig. 10 A, S. 34.

Den Bau des Gynaeceums im Übrigen betreffend ist in diesem Zusammenhang nicht viel zu bemerken. Die Karpiden wachsen zu einem Pistill mit zylindrischem Ovar ohne Griffel zusammen. Die Plazenten bilden dicke, einfache Leisten, die mehrere Reihen von Samenanlagen tragen und gegen das Zentrum hineinragen, ohne doch mit einander in Berührung zu kommen. Das Ovar ist folglich einfächerig. Die Narbenbildung entspricht ungefähr der von *Papaver*: die rundlich dreieckigen, oder bei Zweizahl breit abgerundeten Spitzen der Fruchtblätter tragen am Gipfel und an den Rändern Narbenpapillen; wenn die Spitzen zusammenwachsen, bildet die linke Kante des einen Karpids im Verein mit der rechten des nebenliegenden einen Narbenstrahl; jeder von diesen muss folglich mitten über einer Plazenta stehen. Die reife Frucht öffnet sich von oben abwärts durch zwei bis vier Klappen, die sich bis zum Grunde von den zurückbleibenden Plazenten ablösen.

In Anschluss an das Vorstehende kann der Blütenbau von *Roemeria* mit folgender Formel bezeichnet werden:

$$S\,2,\ C\,2 + 2,\ A\,2^{m} + 2^{m-n},\ G\,2^{p}.$$

Die Übereinstimmung mit *Papaver* ist anscheinend vollständig. Es ist jedoch zu bemerken, dass bei *Roemeria* p eine weniger wechselnde Zahl ist, indem es entweder 1 oder 2 entspricht; da die Zahl der Karpiden meist drei ist, hat übrigens p in der Mehrzahl Fälle an der einen Seite der Blüte den Wert 1, an der andren den Wert 2. Weiter ist zu bemerken, dass n in keinem einzigen Fall = 0 gefunden ist; oft bedeutet es eine ziemlich hohe Zahl, indem die inneren Staubblattanlagen hier fast immer bedeutend schwächer als die äusseren sind. Im Übrigen unterliegen m sowohl wie n denselben Schwankungen wie bei *Papaver*. Schliesslich ist hervorzuheben, dass in der Formel — gleichwie bei den bereits besprochenen Gattungen — die mehr ausgeprägten Reduktionserscheinungen ausser Acht gelassen sind. Wir gehen nun zu einigen solchen über.

Reduktionserscheinungen.

Wir haben gesehen, dass bei geschwächten Individuen die äusseren Androeceal-anlagen oft nur durch das Staubblattpaar St^1 repräsentiert sind. Die inneren können dann (siehe z. B. Diagr. 36) durch ein median stehendes Einzelstaubblatt vertreten sein, gewöhnlich sind aber in derartigen Blüten diese Anlagen durchaus steril, indem sie entweder zu einem niedrigen Wulst reduziert sind, wie in Diagr. 42, 43 und 46, oder auch ganz fehlen, z. B. in Diagr. 44 und 45. Das Verschwinden der den inneren Anlagen angehörenden Staubblätter kann übrigens schon in solchen Blüten anfangen, wo die äusseren aus je drei Gliedern bestehen, wie es aus Diagr. 35 hervorgeht. — Die Reduktionen im Androeceum können jedoch auch die äusseren Anlagen treffen. In den Diagr. 60—68 sind also ihre Staubblätter nur teilweise vorhanden; in Diagr. 73—77 und 80 ist jede der betreffenden Anlagen nur durch einen sterilen, oft ganz niedrigen oder sogar kaum sichtbaren Wulst vertreten, und in Diagr. 69—72 sowie in 78, 79, 81—90 fehlt vollständig jede Spur auch des äusseren Androecealkreises.

Auch in der Krone kommen weitgehende Reduktionen vor. Es ist z. B. ersichtlich, dass in Diagr. 87—90 die inneren Petalen ganz fehlen. Das Verschwinden der Kronblätter vollzieht sich jedoch in einer Weise, die das grösste Interesse bietet. Ihre Eliminierung erfolgt nämlich nie ganz einfach so, dass ihre Grösse immer mehr reduziert wird; statt dessen findet man sie immer vor ihrem Verschwinden in mehr oder weniger typische Staubblätter umgewandelt. — Was erstens die inneren Petalen betrifft, so beginnt ihre Umwandlung in Staubblätter im Grossen und Ganzen ungefähr gleichzeitig mit dem Verschwinden des inneren Androecealquirls, und die erstere Erscheinung muss tatsächlich als ein Gegengewicht gegen die letztere aufgefasst werden. Die Umbildung der betreffenden Kronblätter beginnt damit, dass ihre Breite abnimmt, wobei die Ränder zugleich oft unregelmässig gelappt oder sinuiert sind, ein Verhältnis das in einem gewissen Zusammenhang mit der geknitterten Knospenlage zu stehen scheint (Diagr. 31, 37 oben, 45, 61; vergl. Fig. 15 h—j). Ein folgender Schritt besteht darin, dass das Kronblatt spatelförmig, d. h. mit einer länglichen, meistens scharf abgesetzten oberen und einer mehr oder weniger filamentähnlichen unteren Partie versehen wird (so in Diagr. 39 oben, 47 unten, 54 oben, 63 oben, 68, 69 oben, 77 unten; vergl. Fig. 15 k—q). Sodann werden die Dimensionen der oberen Partie reduziert, und diese nimmt, während gleichzeitig ihre Ränder verdickt werden, immer mehr die Gestalt einer Anthere an, wobei auch die violette Farbe, die die Petalen kennzeichnet, in das Schwarzblau der Antheren übergeht (so in Diagr. 30 unten, 49 unten, 54 unten, 56 oben, 60 unten, 62 oben, 63 unten, 70 oben, 79 oben, 83 oben). Das Kronblatt unterscheidet sich dann von einem normalen Staubblatt zuweilen nur dadurch, dass vollentwickelte Pollenkörner in der Anthere fehlen, und das diese deshalb weniger angeschwollen ist; daneben ist das Filament oft am Grunde etwas breiter. Solche Stadien finden sich in Diagr. 37 unten, 41 und 47 oben und sowohl oben wie unten in Diagr. 38, 50, 55, 57, 59 (vergl. Fig. 15 r—ä). Das Endstadium, wo die Petalen als in jeder Hinsicht ganz normale Staubblätter mit von befruchtungstauglichen Pollenkörnern erfüllten Antheren entwickelt sind, begegnet uns unten in Diagr. 41, 69, 70, 79, 83, oben in Diagr. 60, 77, 85, 86, und oben wie unten in den

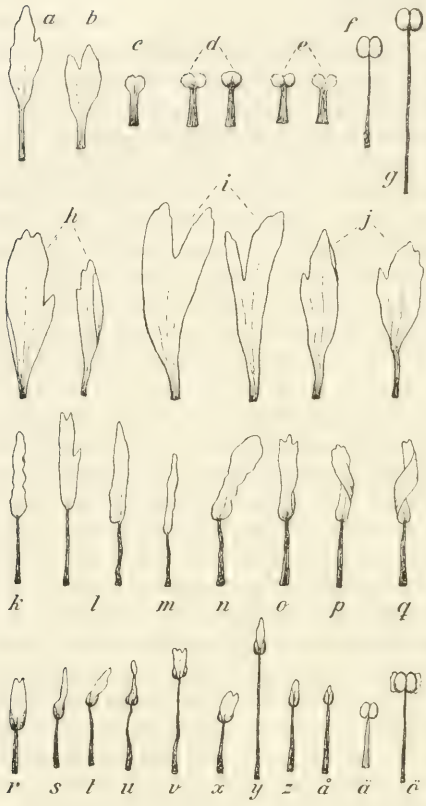


Fig. 15. — *Roemeria hybrida.* Kronblätter, die im Begriff sind, sich in Staubblätter umzuwandeln. — a—f. Äussere Kronblätter. — h—ö. Innere Kronblätter. — g. Normales Staubblatt (aus dem Androeceum) — a linkes Kronbl. in Diagr. 86; b dasselbe in D. 88; c rechtes Kronbl. in D. 88; d & e die beiden Kronblätter der durch D. 90 repräsentierten Blüten; f in ein typisches Staubblatt umgewandeltes Petalum aus D. 89. — h oberes und unteres Kronbl. des D. 45; i dieselben des D. 31; j dieselben des D. 61; k oberes Kronbl. des D. 69; l oberes und unteres Kronbl. des D. 68; m oberes Kronbl. des D. 63; n dasselbe des D. 54; o unteres Kronbl. des D. 47; dasselbe des D. 77; q oberes Kronbl. des D. 39; r unteres Kronbl. des D. 30; s oberes Kronbl. des D. 83; t, u, v, x dasselbe in D. 70, 62, 56, 79; y, z, å unteres Kronbl. des D. 49, 63, 60; ä oberes Kronbl. des D. 47 sowie oberes und unteres des D. 50; ö oberes Kronbl. des D. 86. — $^3/_1$.

28 Blüten, die durch Diagr. 58, 64, 65, 67, 71—76, 78, 80—82 und 84 vertreten sind.[1] Erst von hier ab setzt das Verschwinden der betreffenden Blattorgane ein, welches sich in der Weise vollzieht, dass zuerst die Grösse der Quasi-Staubblätter auf das halbe oder ein Drittel der normalen reduziert wird (so unten in Diagr. 71 und 73); später trifft man bloss Rudimente derselben in Form niedriger Wülste (so in Diagr. 85 & 86 unten und sowohl oben wie unten in Diagr. 89), schliesslich fehlt aber, wie wir es schon in Diagr. 87—90 gesehen, jede Spur der inneren Petalen. — Was die äusseren Kronblätter betrifft, so ist es in dem untersuchten Material nirgends zu ihrem totalen Verschwinden gekommen. Ihre Rückbildung verläuft jedoch nach ganz demselben Prinzip, das wir soeben in bezug auf die inneren kennen gelernt haben. Nachdem auch der äussere Androecealquirl verschwunden ist, fangen sie nämlich an, in Staubblätter umgewandelt zu werden. In Diagr. 86 und 88 hat also das linke Kronblatt die in Fig. 15 a, resp. b wiedergegebene Form. Am Kronblatt rechts im letzteren Diagramm ist die Umbildung viel weiter fortgeschritten, so dass dieses Blatt in allem wesentlichen die Gestalt eines Staubblattes angenommen hat (siehe Fig. 15 c). Dasselbe ist mit beiden äusseren Kronblättern in den zwei Blüten der Fall, denen Diagr. 90 entspricht; die Anthere ist jedoch hier wie in der soeben erwähnten Blüte pollenlos. In Diagr. 87 ist dagegen die Umwandlung des rechten Kronblattes vollständig, und in Diagr. 89 sind schliesslich beide äusseren Petalen als vollkommen normale, reichlich pollenführende Staubblätter ausgebildet (Fig. 15 f). — Diese Tatsache, dass die Kronblätter von *Roemeria* vor ihrem Verschwinden konstant in Staubblätter umgewandelt werden, hat zwar, wie

[1] In der im Diagr. 86 wiedergegebenen Blüte hat die pollenführende und im Übrigen normal entwickelte Anthere eine eigentümliche Ausbildung erhalten, indem sie an den Flanken mit einer schmalen häutigen Flügelbildung versehen ist (vergl. Fig. 15 ö).

erwähnt, die biologische Bedeutung, einen Ersatz für das verschwundene Androeceum auszumachen; zugleich scheint sie mir aber einen Beweis dafür abzugeben, dass die Petalen bei dieser Gattung, von phylogenetischem Gesichtspunkte betrachtet, einst männliche Sexualblätter gewesen, d. h. dass die Blüte von *Roemeria* ihren Ursprung von dem apetalen Blütentypus herleitet. Die oben ausgesprochene und auf analoge, wenn auch weniger beweiskräftige Gründe gestützte Auffassung, dass die *Papaver*-Blüte nicht weit von demselben Typus entfernt steht, gewinnt hierdurch eine Stütze.

Das Auftreten der Petalen in Gestalt von Staubblättern ist, wie wir gesehen haben, bei *Roemeria* ein zufälliges, wenngleich unter gewissen äusseren Bedingungen regelmässig zurückkehrendes Verhalten. Bei zwei anderen Papaveraceengattungen, nämlich *Macleaya* und *Bocconia*, ist es konstant. Die Apetalie bei diesen beruht nämlich keineswegs auf Wegfall der Kronblätter, sondern auf ihre Umbildung in männliche Sexualblätter. Für die Richtigkeit dieser Auffassung geben die hier bei *Roemeria* aufgewiesenen Tatsachen eine besonders kräftige Stütze ab.

Glaucium Adans.

Von dieser Gattung habe ich hauptsächlich die im Mittelmeergebiet verbreitete Spezies *G. corniculatum* Curt. untersucht. Im Blütenbau herrscht grosse Ähnlichkeit mit *Roemeria*. In den Seitenblüten, denen zwei transversale Vorblätter vorangehen, nehmen also die Kelchbätter mediane Stellung ein, im Gegensatz zu jener Gattung decken sie einander aber hier konstant mit der rechten Kante.[1] — Von den vier Kronblättern, die in der Knospe flach oder ein wenig längsgefaltet liegen, decken die beiden äusseren immer mit ihrer linken Kante. Meist ist dasselbe mit den beiden inneren der Fall, jedoch kann zuweilen das eine mit beiden Rändern das andere umfassen. Bei *G. corniculatum* kann es auch eintreffen, dass die inneren Petalen, die hier oft schmal keilförmig sind, gar nicht mit einander in Berührung kommen.

Androeceum.

Das Androeceum von *Glaucium* ist Gegenstand der Untersuchungen mehrerer Forscher gewesen, und ich finde es angemessen, mit den eigenen Worten des betreffenden Verfassers das Wichtigste wiederzugeben, was jeder von ihnen angeführt.

C. A. Agardh ist der erste, der Angaben hierüber lieferte (*1836*, 211, Taf. II Fig. E), und ich reproduziere hier (Fig. 16 A) die von ihm beigefügte Figur. Seine Beobachtungen gelten *G. corniculatum*, das er in dem damaligen botanischen Garten in Lund normal mit hexandrischen Blüten versehen fand; er äussert sich darüber folgendermassen: »Ich habe genau untersucht, wie diese Staubfäden sitzen; und siehe da, ich fand sie ebenso gestellt, wie die 6 Staubfäden der Cruciferen oder lieber Fumariaceen. Sie waren in 2

[1] So auch bei *G. flavum* Cr.

Phalangen, je 3 und 3 getrennt. Von diesen 3 war der mittlere (d) jedem der 2 Blätter (b) anteponirt, welche, obgleich allgemein für Kronenblätter angenommen, ich für den inneren Kelchblättern der Cruciferen entsprechend gehalten habe. Die zwei anderen (e, e) müssen also entweder zu den paarweise sitzenden Staubfäden der Cruciferen gehören, oder diejenigen sein, welche bei den Cruciferen nur als Glandeln vor den einzelnen Staubfäden hervortreten. Nirgends fand ich einen einzelnen, d. h. unpaaren und mittleren den beiden äusseren Kelchblättern anteponirt.» - Hierzu mag gleich bemerkt werden, dass, wenn Hexandrie vorliegt, die Staubblätter tatsächlich meist in der angegebenen Weise angeordnet sind, also in zwei transversalen dreizähligen Phalangen, dass aber die bezügliche Figur insofern inkorrekt ist, dass sie die Zwischenräume e—e kleiner angibt als die Zwischenräume d—e; tatsächlich verhalten sich die Abstände zwischen den verschiedenen Gliedern wie es der mit Kamera gezeichnete Querschnitt in Fig. 16 B angibt, und damit fällt selbstverständlich die Stütze weg, die sich für AGARDH's Annahme, dass die vier Staubblätter e mit den inneren Cruciferenstaubblättern identisch seien, vorfinden sollte.

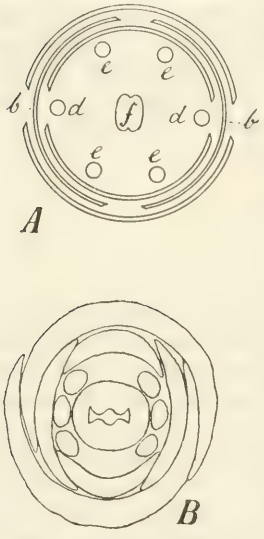


Fig. 16. — Hexandrische Blüte von *Glaucium corniculatum*. — A. Reproduktion der von AGARDH gegebenen Abbildung(l.c.) — B Mikrotomschnitt, die tatsächliche Anordnung der Organe zeigend.

Nach HOFMEISTER (*1868*, 473—74), der *G. flavum* CR. untersuchte, kommen hier drei verschiedene Entstehungsfolgen der Staubblätter vor: »Entweder zeigen sich die ersten Staubblätter als viergliedriger Wirtel, mit den Petalen alternirend, und es entspricht dann der weitere Entwickelungsgang der Staubblätter zunächst dem bei *Eschscholtzia* gewöhnlicherem Falle; nur wird nach Anlegung eines äussersten 12-gliedrigen zusammengesetzten Wirtels ein mit diesem alternirender von gleicher Gliederzahl gebildet. Oder es treten in den Lücken zwischen den Petalen Staubblattpaare auf, einen achtgliedrigen Wirtel bildend; von den Blattpaaren dieses Wirtels aus schreitet die Anlegung von Staubblättern seitlich fort, so dass 24-gliedrige zusammengesetzte Wirtel gebildet werden. Oder endlich es erscheinen die ersten Staubblätter paarweise vor den Mittellinien der vier Kronenblätter, zunächst vor denen des äusseren, dann vor denen des inneren Paares; der weitere Entwickelungsgang ist dem des zweiten Falles analog.» — *G. flavum* habe ich nicht zum Gegenstand genauerer Untersuchungen gemacht, da es mir jedenfalls vergebliche Mühe zu sein schien, die Anlegungsfolge und Stellungsverhältnisse der hier sehr zahlreichen Staubblätter genau zu ermitteln zu suchen. Soviel scheint mir jedoch klar zu sein, dass die vier ersten Staubblätter hier ebenso wenig wie bei irgend einer anderen Papaveracee ihren Platz in den Kronblattintervallen haben. Die beiden ersten von HOFMEISTER erwähnten Entstehungsweisen entsprechen also meiner Meinung nach schon aus diesem Grunde keinen tatsächlich vorkommenden Entwickelungsverhältnissen. Was die dritte betrifft, so könnte sie insofern richtig sein, als die vier ältesten Staubblätter als den äusseren Petalen paarweise opponiert angegeben werden. Es ist jedoch höchst unwahrschein-

lich, dass die von Hofmeister gemeinten Staubblätter wirklich die vier ältesten der Blüte darstellen. Ihm zufolge sollten sie nämlich paarweise »vor den Mittellinien der äusseren Kronenblätter» stehen; in so stark polyandrischen Blüten, wie die hier in Rede stehenden (der äussere »Wirtel» sollte 24-zählig sein), haben die vier ältesten Staubblätter nie die angegebene Stellung, sondern die paarweise zusammengehörenden Glieder sind so stark von einander entfernt, dass sie mitten vor den Rändern der betreffenden Petalen fallen.

Benecke (*1882*, 378), der *G. corniculatum* untersuchte, spricht sich folgendermassen aus: »Es gelang mir festzustellen, dass auch hier zuerst ein vierzähliger, mit den zwei Kronblattkreisen alternierender Staubblattwirtel auftritt und alsdann in als normal zu betrachtenden Fällen ein ebenfalls alternierender Kreis, dessen Glieder dedoublirt sind. Oft werden keine weiteren Staubblätter erzeugt . . . Die Staubblätter des zweiten Kreises sind in der Regel paarweise genähert, so dass ich nicht anstehe hier congenitale Verdoppelung in Anspruch zu nehmen. Die Entstehungsfolge der eventuellen oberen Kreise habe ich nicht weiter eingehend untersucht. Der Dritte schien mir aber in der Regel aus vier einfachen Gliedern zusammengesetzt, welche sich in die von den vier Paaren des zweiten Kreises gebildeten Interstitien einschieben.» — In Übereinstimmung hiermit drückt Benecke den Blütenbau durch folgende Formel aus: S 2, C 2 + 2, A 4 + 4^2 + . . . G (2).

Wie ersichtlich, ist Benecke auch in bezug auf die Gattung *Glaucium* zu dem Resultat gekommen, dass die vier äussersten Staubblätter (St^1) — in einigen unserer Diagramme (Taf. 15) sind sie mit »1» bezeichnet — mit den vier Kronblättern alternieren. Seine Auffassung ist allerdings unrichtig, der Irrtum kann aber auch hier dadurch erklärt werden, dass in Blüten mit verhältnismässig reich entwickeltem Androeceum die betreffenden Staubblätter weit gegen die Ränder der äusseren Petalen hinausgeschoben sind. Diese Stellung kommt jedoch offenbar dadurch zustande, dass sie anderen haben Platz geben müssen, die später mitten vor diesen Kronblättern zur Entwickelung gekommen sind. Tatsächlich findet man auch in Blüten, deren Androeceum nur aus den erwähnten Gliedern besteht, diese ganz unzweideutig paarweise über den äusseren Kronblättern angeordnet. Der Mikrotomschnitt auf Taf. 1, Fig. 6, dem Diagr. 20 entspricht, ist in dieser Hinsicht recht beleuchtend: innerhalb des linken Kronblattes sind die zwei St^1 auseinander gerückt, indem zwischen ihnen ein neues Staubblatt hinzugekommen; innerhalb des anderen stehen sie näher zusammen und nehmen übrigens eine solche Stellung ein, dass ihre paarweise Anordnung innerhalb dieses Kronblattes widerspruchslos wird. Besonderes Interesse beansprucht in diesem Zusammenhang auch das Diagr. 30. Hier sind innerhalb des rechten Kronblattes die beiden St^1 abortiert; innerhalb des linken findet sich aber ein einzelnes Staubblatt vor, das aber keineswegs wie in Diagr. 29 und 31 nahe an dem einen Rande des Kronblattes, sondern mitten vor demselben steht. Infolge dieser Stellung mitten vor dem Mittelnerv des Kronblattes unterliegt es keinem Zweifel, dass es beiden Gliedern eines Staubblattpaares entspricht, und hier haben wir also eine kräftige Stütze dafür, dass die vier paarweise angeordneten St^1 einem zweizähligen dedoublierten Kreis entsprechen. Direkte Beweise hierfür liessen sich, wie wir gesehen, in bezug auf *Eschscholtzia* vorbringen, dage-

gen aber nicht betreffs der Gattungen *Papaver* und *Roemeria*, wenigstens nicht aus dem von mir untersuchten Material.

Was die vier Staubblätter betrifft, die in Diagr. 2 und 3 ihren Platz innerhalb der inneren Kronblätter haben, und die wir gleichwie bei den vorigen Gattungen St^2 nennen wollen, obgleich sie bei der hier behandelten *Glaucium*-Spezies selten unmittelbar nach den St^1 angelegt werden (hierüber weiter unten), so stehen sie, sobald sich keine anderen Staubblätter vor den inneren Petalen vorfinden, z. B. in Diagr. 2—4, 6, 7, einander zu zwei und zwei so stark genähert, dass ihre paarige Anordnung über diesen Kronblättern ganz ausser Zweifel gestellt ist. Schon Benecke hat, obgleich er keinen anderen Grund als die erwähnte Anordnung hierfür angibt, diese Staubblattpaare als durch kongenitale Doublierung entstanden betrachtet, und die Richtigkeit dieser Auffassung wird dadurch vollkommen bestätigt, dass in vereinfachten Blüten öfters innerhalb der inneren Kronblätter ein einzelnes Staubgefäss anzutreffen ist, das nicht seitlich vom Mittelnerv des betreffenden Blattes (wie in Diagr. 5 und 8, wo offenbar in jedem Paar das eine Glied unterdrückt ist), sondern exakt in der Medianlinie der Blüte steht und folglich ohne Zweifel dem Staubblattpaar im Ganzen entspricht (siehe Diagr. 9 und 11—14). Auch die vier St^2 müssen somit als ein 2-zähliger, verdoppelter Kreis aufgefasst werden.

Es wurde soeben erwähnt, dass die vier St^2 selten unmittelbar nach den St^1 angelegt werden. Tatsächlich verhält es sich in der Mehrzahl der untersuchten Fälle so, dass die beiden Staubblätter, die z. B. in Diagr. 6 mitten vor den äusseren Petalen stehen — wir wollen sie hier St^3 nennen — zunächst auf die St^1 folgen. Diese Entstehungsfolge gibt sich auch bei einer Durchmusterung der beigefügten Diagrammserie zu erkennen. In den 6 durch Diagr. 15—17 repräsentierten Blüten sind also die St^3 vorhanden, während die St^2 vollständig verschwunden sind, und in Diagr. 10—12 sind gleichfalls beide St^3 entwickelt, während dagegen im Quirl St^2 Defekte zu konstatieren sind. Letzteres ist auch in den Diagr. 4 und 5 der Fall, obgleich die St^3 hier verdoppelt auftreten. Überhaupt herrscht in bezug auf die Entwickelungsfolge des Androeceums Gesetzmässigkeit nur insofern, dass die beiden transversalen Staubblattgruppen früher zur Anlegung kommen als die beiden medianen, und dass in ersteren die St^1 von den St^3 befolgt werden. Das Androeceum von *G. corniculatum* muss also gleichwie bei den früher behandelten Gattungen als aus 2 + 2 in eine wechselnde Zahl von Staubblättern aufgelösten und untereinander wie mit den Kronblattquirlen alternierenden Anlagen, deren Initialglieder St^1 bzw. St^2 darstellen, aufgebaut betrachtet werden. — Die Beobachtungen, die ich an *G. flavum* gemacht, deuten darauf hin, dass das Androeceum dort nach ganz demselben Schema zusammengesetzt ist; wegen der grossen Anzahl der Staubblätter ist aber eine exakte Klarlegung der Verhältnisse so gut wie unmöglich.

Gynaeceum.

Bei der fraglichen Gattung ist das Gynaeceum immer dimer, und in Blüten, wo sowohl die inneren wie die äusseren Staubblattanlagen fertil sind, stehen die Karpiden immer transversal (siehe Diagr. 1—14). Ein besonderes Interesse beanspruchen hierbei solche

Blüten (z. B. Diagr. 2, 5, 6, 9), wo ausser den St' und St'' auch St''', einfach oder verdoppelt, vorhanden sind. Falls diese letzteren Staubblätter einen selbständigen dritten Quirl repräsentierten, so müssten natürlich infolge ihrer transversalen Stellung die auf sie folgenden Karpiden median stehen. Dass dies nicht der Fall ist, macht also eine weitere Stütze für die soeben ausgesprochene Ansicht aus, dass das Androeceum nur aus 2 + 2 Anlagen besteht. — Auch in Blüten, wo die inneren Staubblattanlagen steril geworden sind, wie in Diagr. 15—32, und wo man folglich hätte erwarten können, dass das Alternationsprinzip eine mediane Karpidstellung bedingt haben sollte, stehen die Fruchtblätter in der überwiegenden Anzahl von Fällen transversal, und man kann somit sagen, dass sich das betreffende Prinzip hier nicht dem vererbten Typus gegenüber, der durch ein dizyklisches Androeceum charakterisiert ist, hat behaupten können. Eine Schwankung ist jedoch zu bemerken: in Diagr. 23—25 und 32 ist also die Karpidstellung mehr oder weniger schräg, und in den drei Blüten, die durch Diagr. 17 und 28 repräsentiert sind, ist sie wirklich median. — Dass man in den übrigen Diagrammen (33—40), wo auch die äusseren Staubblattanlagen steril sind, konstant transversal gestellten Karpiden begegnet, stimmt dagegen auf einmal mit dem Alternationsgesetz und mit den Eigenschaften des Typus überein.

Sonst bietet das Gynaeceum kaum etwas von Interesse für die vorliegende Untersuchung. Das Ovar und die Narben verhalten sich wesentlich wie in dem zweizähligen Pistill von *Roemeria*. Doch ist vor Allem die Verschiedenheit zu bemerken, dass in einem weiter vorgeschrittenen Stadium die beiden Plazenten bei *Glaucium* durch ein spongiöses (in den Diagrammen jedoch nicht eingezeichnetes) Septum verbunden sind, wodurch die entwickelte Frucht zweifächerig erscheint. Die Plazenten tragen ausserdem nur je zwei Reihen von Samenanlagen.

Auf Grund des hier über den Blütenbau von *Glaucium* angeführten entspricht derselbe folgender Formel:

$$S\ 2,\ C\ 2 + 2,\ A\ 2^{m} + 2^{m-n},\ G\ 2.$$

Die Werte für m und n betreffend gilt für *Glaucium* dasselbe, was oben in bezug auf *Roemeria* angeführt wurde.

Reduktionserscheinungen.

Wir haben schon gesehen, dass die Staubblätter des inneren Androecealkreises sehr leicht zurückgebildet werden. Jede Spur von ihnen fehlt also vollständig schon in den sieben Blüten, die durch Diagr. 15—18 vertreten sind, obgleich der äussere Androecealquirl hier jederseits aus drei Staubblättern besteht. — Auch die äusseren Staubblattanlagen werden unter ungünstigen äusseren Bedingungen leicht steril. So ist in den 17 durch Diagr. 33—40 vertretenen Blüten das ganze Androeceum vollständig verschwunden, und die 11 Blüten, denen Diagr. 33—35 entsprechen, sind infolge dessen rein weiblich.

Bei noch kräftigerer Einwirkung ungünstiger äusserer Faktoren, vorzugsweise Mangel an Nahrung, zeigen auch die Kronblätter, besonders die Inneren, Neigung zur Rückbildung. Zu einem gänzlichen Verschwinden der Petalen ist es zwar in dem von mir untersuchten Material, das jedoch keine besonders ausgeprägte Hungerkulturen

umfasst, nirgends gekommen, der Reduktionsprozess ist aber auch hier so weit fortgeschritten, dass man das bereits für *Roemeria* erwiesene interessante Verhältnis konstatieren kann, dass die Petalen vor ihrem Verschwinden in Staubblätter umgewandelt werden. Der Umbildungsprozess hat ungefähr dieselben Stufen wie bei jener Gattung aufzuweisen, und was die inneren Petalen betrifft, fängt er ungefähr gleichzeitig mit dem Wegfallen der medianen Staubblattgruppen oder oft genug noch früher an. Erstens nimmt also die Breite der Kronblätter ab, wobei die Spreite meist irgendwie gelappt wird, wie in Diagr. 4, 17, 27, 34 unten und in Diagr. 12 oben (vgl. Fig. 17 e—i). Demnächst wird das Kronblatt unten fast fadenförmig verschmälert, wie oben in Diagr. 26, 36 und 37, unten in Diagr. 18 und sowohl oben wie unten in Diagr. 24 und 35 (Fig. 17 k—q). Ein weiterer Schritt in der Umprägung ist dadurch charakterisiert, dass die spatelförmige obere Partie des Blattes von der unteren filamentähnlichen scharf abgesetzt ist, und dass gegen die Basis jener die Ränder Auftreibungen zeigen, die Pollenmutterzellen, resp. entwickelte Pollenkörner enthalten und im letzteren Falle die gelbe Farbe der Antheren annehmen (so oben in Diagr. 18, unten in Diagr. 5, 26, 36, 37 und sowohl oben wie unten in Diagr. 28, 32, 38 (Fig. 17 r—z). Schliesslich werden die Dimensionen der oberen Partie mehr und mehr reduziert, so dass die Übereinstimmung mit einem normalen Staubblatt fast vollständig wird: dies ist unten in Diagr. 39 der Fall, sowie oben wie unten in den beiden durch Diagr. 40 vertretenen Blüten. — Was die äusseren Kronblätter betrifft, so ist ihre Umbildung in dem vorliegenden Material nicht über die erste Stufe vorgerückt, die durch abnehmende Breite und unregelmässig gelappte Spreite ausgezeichnet ist. Dieses Stadium begegnet uns rechts in Diagr. 27 und 34 sowie beiderseits in Diagr. 36—38 (Fig. 17 a—d). Man könnte sich wohl leicht versucht fühlen, die Zerschlitzung der äusseren Petalen als eine einfache Anomalie aufzufassen; das Verhalten der inneren Kronblätter gibt jedoch

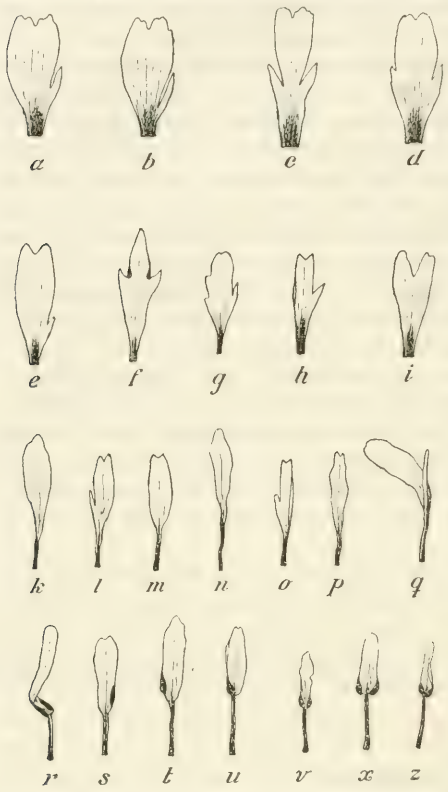


Fig. 17. — *Glaucium corniculatum*. Kronblätter im Begriff, sich in Staubblätter umzuwandeln. — a—d. Äussere Kronbl. e—z. Innere Kronbl. — a & b die zwei äusseren des Diagr. 36; c & d dieselben des D. 38; e, f, g, h unteres Kronbl. des D. 4, 17, 27, 34; i, k, l, m oberes Kronbl. des D. 12, 26, 36, 37; n die beiden inneren Kronbl. des D. 24; o & p oberes und unteres Kronbl. des D. 35; q, s, t, u, v unteres Kronbl. des D. 18, 5, 26, 36, 37; r & z oberes Kronbl. des D. 18 & 32; x die beiden inneren Kronbl. des D. 28. — $^4/_3$.

deutlich genug an, dass die betreffende Formveränderung einen ersten Schritt zur Umwandlung in Staubblätter darstellt.

Cathcartia Hook. f.

Den Blütenbau dieser Gattung, deren vier Arten nur an einigen wenigen Punkten des extratropischen Himalaya, bez. der Provinz Yunnan, angetroffen worden sind, habe ich wegen Mangel an lebendem Material nicht genauer untersuchen können.[1] Dies wäre sonst besonders wünschenswert gewesen, da die Anzahl der Staubblätter laut Angabe bei zwei Spezies 16, bei den anderen 32, bzw. 64 sein soll. Da also bestimmte und in gewissen Fällen verhältnismässig niedrige Zahlen im Androeceum herrschen sollen, wäre wahrscheinlich hier eine sichere Kenntnis der Staubblattgruppierung zu erreichen gewesen. — Die artenreiche Gattung *Meconopsis*, die sich jedoch infolge der besonders zahlreichen Staubblätter für Studien über den Bau des Androeceums weniger eignet, habe ich auch nicht genauer untersuchen können. Einige Jahre nach einander sind Samen von *M. cambrica*, von verschiedenen botanischen Gärten herrührend, gesät worden, aus unbekanntem Grunde sind jedoch die erzielten Pflanzen immer schon im ersten Jahre eingegangen.

Dicranostigma Hook. f. & Thoms.

Diese Gattung, die *Chelidonium* sehr nahe steht und sich von diesem besonders dadurch unterscheidet, dass eine Crista-Bildung an der Raphe des Samens fehlt, sowie auch dadurch, dass sich die Kapsel von oben nach abwärts öffnet, habe ich nicht genauer untersucht. Ich habe zwar Kulturen von *D. Franchetianum* (Prain) Fedde zur Verfügung gehabt, da aber das Androeceum hier ziemlich stark polyandrisch ist, schien mir diese Pflanze für die vorliegende Untersuchung ein weniger brauchbares Material abzugeben. — Die Gattungen *Eomecon* Hance, *Stylophorum* Nutt. und *Hylomecon* Maxim. sind gleichfalls, und in erster Linie aus dem Grunde, dass lebendes Material nicht zu beschaffen war, ausser Acht gelassen. Nach den Herbarexemplaren zu urteilen, die ich habe prüfen können, sind jedoch die Staubblätter so zahlreich und so dicht gestellt, dass diese Gattungen gewiss keine Beiträge zur Aufklärung des Baues und der Entwickelung des Papaveraceen-Androeceums hätten abgeben können. Die übrigen der Gruppe *Chelidoniae* angehörenden Genera, nämlich *Chelidonium*, *Sanguinaria*, *Macleaya* und *Bocconia*, sind dagegen eingehenden Untersuchungen unterworfen worden.

[1] Von zwei verschiedenen Quellen bezogene Samen haben sich als nicht keimfähig erwiesen.

Chelidonium L.

Die beiden Kelchblätter stehen in der Endblüte bei *Ch. majus* L. — der einzigen hierher gehörigen Art — annähernd in Alternation mit den Bracteen der beiden obersten Seitenblüten; in den Seitenblüten, die der Vorblätter entbehren, stehen sie nach EICHLER ursprünglich transversal, erhalten aber diesem Verfasser zufolge später durch die Drehung der Blütenstieles dieselbe Stellung wie bei der Mehrzahl der übrigen Papaveraceen, also in der Medianlinie der Blüte. Letztere Stellung, die nach SCHUMANN's Untersuchungen (*1890*, 208 ff) die ursprüngliche sein soll, ist zur Erleichterung des Vergleiches mit den übrigen Gattungen bei der Orientierung der in der Diagrammserie, Taf. 16 & 17, abgebildeten Blüten zugrundegelegt. — Die Präfloration des Kelches ist zuweilen klappig oder sogar offen, in der Regel decken sich jedoch die Kelchblätter mit dem einen Rande, und dann zwar immer mit dem rechten.

Die Kronblätter, die bei der Varietät *laciniatum* (MILL.) KOCH mehr oder weniger stark zerschlitzt auftreten, liegen aus dem gleichen Grunde wie bei *Papaver* in der entwickelten Knospe zusammengeknittert. Die beiden äusseren umfassen stets die beiden inneren. Die Präfloration der letzteren habe ich immer offen gefunden. Die der äusseren Petalen ist dagegen wechselnd: bald deckt das eine, und zwar entweder das rechte oder das linke, mit beiden Kanten das andere; bald aber deckt jedes von ihnen mit seiner einen Kante und dann ungefähr gleich oft mit der rechten wie mit der linken.

Die beiden Karpiden, aus denen das Gynaeceum gebildet ist,[1] haben hier konstant die gleiche Stellung wie bei den übrigen Gattungen, deren Pistill mit den Perianthquirlen isomer ist. Sie stehen also unabhängig von der Zahl und Gruppierung der Staubblätter in Alternation mit den Kelchblättern. — Im Übrigen bietet das Gynaeceum kaum irgend etwas, das für die vorliegende Untersuchung von Interesse sein könnte. Es mag deshalb nur nebenbei erwähnt werden, dass die fast kopfähnliche Narbe durch eine Furche in zwei Loben geteilt ist, je eine über jedem Karpid, dass das schmal zylindrische Ovar der Scheidewand entbehrt, und dass sich die reife Kapsel von unten nach oben durch zwei Klappen öffnet, wobei die vielsamigen Plazenten nebst dem Griffel am Fruchtstiel sitzen bleiben. Ausserdem mag erwähnt werden, dass in der entwickelten Blütenknospe das Ovar scharfe Biegungen seitwärts ausführt, eine Eigentümlichkeit, die offenbar dadurch bedingt ist, dass schon im Knospenstadium das Längenwachstum des Pistills dasjenige der Sepalen weit übertrifft.

Androeceum.

Das Androeceum ist von verschiedenen Forschern untersucht worden, und ich gebe hier mit ihren eigenen Worten das Wichtigste davon wieder, was jeder von ihnen über Bau und Entwickelung desselben angeführt.

[1] Nur in einer Blüte (siehe Diagr. 48) ist ein dreizähliges Pistill angetroffen worden. Die Stellung und verschiedene Breite der Karpiden berechtigen zu der Annahme, dass die Trimerie dadurch zustande gekommen ist, dass von den beiden transversalen Karpiden das rechte in zwei gespalten worden ist.

PAYER (*1857*, 220, Pl. 45, Figg. 6—12) gibt folgende Schilderung: »Dans les *Chelidonium*, les étamines sont par verticilles de huit et alternes les unes avec les autres. Le verticille le plus inférieur apparaît le premier et en deux fois: les quatre étamines superposées par paire aux pétales alternes avec les sépales d'abord; les quatre étamines superposées par paire aux pétales superposés aux sépales, ensuite. Le deuxième verticille, qui alterne avec le premier, apparaît en second lieu et en trois fois. Les deux étamines superposées chacune a un pétale alterne d'abord, les deux étamines superposées chacune a un pétale superposé ensuite; et enfin, les quatre étamines alternes avec ces quatre premières nées en deux fois. Le troisième verticille, quand il existe, alterne avec le second, et les étamines qui le composent naissent toutes à la fois.» Die Auffassung PAYER's habe ich durch nebenstehende Fig. 18 A darzustellen versucht, wo die Staubblätter des ersten Quirls mit einem doppelten, die des zweiten mit einem einfachen, die des dritten gleichfalls durch einen einfachen, aber kleineren Kreis bezeichnet sind.

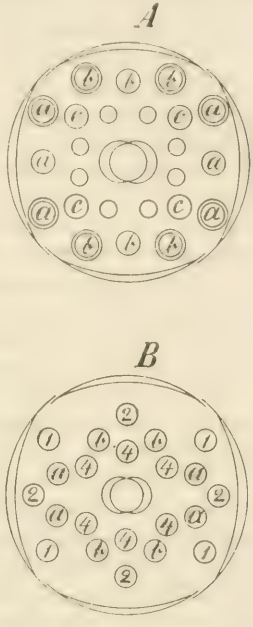


Fig. 18. — A stellt PAYER's, B BENECKE's Auffassung des Blütenbaues von *Chelidonium* dar.

HOFMEISTER (*1868*, 474) sagt bloss, dass »der Hergang bei Chelidonium im wesentlichen ähnlich ist dem letzteren (dritten) Falle bei Glaucium» (vergl. oben, S. 50); dabei weist er auf Pl. 45 bei PAYER hin.

EICHLER (*1878*, 191) äussert sich ebenfalls ganz kurz: »Bei *Chelidonium* begegnete mir zuweilen eine ähnliche Disposition, wie bei *Eschscholtzia*». Nach der bereits angeführten Auffassung EICHLER's in bezug auf letztere Gattung sollten also die vier ersten Staubblätter bei *Chelidonium* in den Kronblattintervallen stehen und von sechszähligen untereinander alternierenden Quirlen befolgt werden.

Schliesslich ist BENECKE in seiner früheren Abhandlung (*1880*, 330) zu folgendem Resultat gekommen: »Zuerst entsteht ein 4-zähliger, mit den Kronblättern alternirender Kreis; darauf — möglicherweise auch gleichzeitig — ein ebenfalls 4-zähliger zweiter, mit dem ersten alternirend. In die Lücken zwischen diesen acht Staubgefässen stellen sich die Glieder eines dritten 8-zähligen Kreises, dem schliesslich ein vierter 6-zähliger folgt. In diesem stehen zwei einzelne Staubgefässe vor den beiden inneren Kronblättern, die übrigen vier paarweise vor den äusseren... Dieses Resultat lieferte die überwiegende Mehrzahl der Fälle.» Der Verfasser liefert folgende Formel: S 2, C 2 + 2, A 4 + 4 + 8 + 6, G (2). — In seiner späteren Arbeit (*1882*, 373) gibt BENECKE derselben Auffassung Ausdruck. Er erläutert sie jedoch noch weiter durch ein hier wiedergegebenes Diagramm (siehe Fig. 18 B) und sucht zugleich das Verhältnis zu erklären, dass der dritte Quirl, der in der Figur mit Buchstaben bezeichnet ist, 8-zählig auftritt, der vierte 6-zählig. Die 8-Zahl im dritten Quirl sollte dadurch bedingt sein, dass »diese acht Staubblätter sich in die Lücken des ersten und zweiten Staubblattkreises ebenso einstellen, wie sich die Stamina des ersten Kreises in die von zwei Kron-

blattkreisen gelassenen Zwischenräume einfügen». Dass der vierte Kreis bloss sechs Staubblätter enthält, sollte wiederum davon abhängen, dass die Lücken zwischen je zwei *a* zu klein sind, um einem Staubblatt Platz zu geben.

Aus den mitgeteilten Literaturauszügen ergibt sich, dass die früheren Forscher sämtlich geglaubt haben imstande zu sein, das Androeceum in eine grössere Anzahl distinkter Wirtel zu zerlegen, dass sie aber betreffs der in diesen herrschenden Zahlenverhältnisse zu verschiedenen Resultaten gelangt sind, sowie dass sich schon in bezug auf die Anordnung der vier zuerst angelegten Staubblätter eine wesentliche Meinungsverschiedenheit geltend gemacht hat, indem PAYER und HOFMEISTER sie den äusseren Petalen paarweise entgegengesetzt gefunden, während EICHLER und BENECKE sie in die Kronblattinterstitien verlegen. Weder die Auffassung der einen noch der anderen von Bau des Androeceums kann jedoch als befriedigend angesehen werden. Dies beruht aber keineswegs allein auf irrige Beobachtungen, sondern zum wesentlichen Teil hat es seinen Grund in Missdeutungen, sowie darin, dass offenbar das Untersuchungsmaterial unzulänglich gewesen ist. Das Schema PAYER's mag also, was die rein topographische Anordnung der Staubblätter betrifft, zuweilen den tatsächlichen Verhältnissen entsprechen, und dasselbe lässt sich von dem von BENECKE sagen, doch nur insofern man sich an die von ihm gelieferte diagrammatische Figur hält und von seiner theoretischen Formel absieht. Irgend welche allgemeinere Gültigkeit kann doch keineswegs diesen Schemata zuerkannt werden, wie es deutlich genug daraus hervorgeht, dass keine einzige der 59 Blüten, die ich genauer untersucht, völlig weder mit dem einen noch mit dem anderen übereinstimmt. Was BENECKE's Deutung des Androeceums betrifft, so ist sie schon dadurch unrichtig geworden, dass er, um es in alternierende Wirtel zerlegen zu können, hier wie bei den übrigen Gattungen denselben verhängnisvollen Weg eingeschlagen hat wie EICHLER, nämlich die äussersten Staubblätter in die Kronblattinterstitien zu verlegen.

Hiermit gehe ich zu meinen eigenen Untersuchungen über, wobei zunächst einige Worte über die Methode zu sagen sind, die bei dem Studium des Androeceums dieser Gattung zur Anwendung gekommen ist. Da das Ovar ganz dünn ist, bilden die Insertionspunkte der Staubblätter einen sehr engen Kreis, und schon wenn die Zahl der Stamina 16 erreicht, stehen sie deshalb an der Basis so dicht gedrängt, dass es schwer fällt, ihre Lage mit Hilfe der Loupe oder des Präpariermikroskops exakt zu bestimmen. Da die Staubblätter ausserdem mit sehr kurzen Zeitintervallen angelegt werden und während ihrer Entwickelung gleichen Schritt halten, wird es auch schwierig, durch Benutzung jener Hilfsmittel volle Klarheit über ihre Entstehungsfolge zu erzielen. Wie bereits erwähnt, bieten die Längenverhältnisse der Staubblätter bei der Mehrzahl der Gattungen hierfür guten Anhalt, indem ein später angelegtes Staubblatt in der Regel ein längeres Filament aufweist als ein älteres. Bei der vorliegenden Pflanze sind aber die Staubblätter in den späteren Knospenstadien der Blüte meistens Biegungen und Knickungen unterworfen, welche sehr oft nach dem Aufspringen der Knospe beibehalten bleiben; hierdurch wird die Schätzung ihrer relativen Länge in hohem Grade erschwert, und die erwähnte Regel kann deshalb in bezug auf ältere Knospen und geöffnete Blüten kaum zur Anwendung kommen. Da jedoch bei *Chelidonium* die Insertionsfläche des Androeceums von konischer Form ist, und die jüngeren Glieder desselben höher hinauf inseriert sind als die älteren, so geben

Schnittserien durch Blütenknospen ein zuverlässiges Bild der Entstehungsfolge der Staubblätter; ausserdem kann man an solchen Serien der Verzweigung der in das Androeceum eintretenden Gefässbündel folgen. Der überwiegende Teil meines Untersuchungsmateriales besteht deshalb aus Blütenknospen, die in Paraffin eingebettet und mikrotomiert worden sind. An einem solchen Material erhält man offenbar auch einen so klaren Überblick der Anordnung der Staubblätter, wie er überhaupt möglich ist. In jüngeren Knospen, wo die Staubblätter noch nicht angefangen, sich zu biegen, kann ausserdem ihre Entstehungsfolge bequem durch Beobachtung der Länge der Filamente kontrolliert werden. Nur wo der Blütenbau so einfach war, dass kein Irrtum in der Deutung zu fürchten war, sind die Untersuchungen an geöffneten Blüten und mit Hilfe der Loupe ausgeführt worden.

Die Frage, die in erster Reihe zu beantworten ist, gilt der Lage der vier Staubblätter, die in Fig. 18 B mit »1» bezeichnet sind. Wie bereits erwähnt, haben Eichler und Benecke bei ihrer Deutung des Androeceums diese Staubblätter in die Kronblattinterstitien verlegt. In Benecke's Diagramm, von dem unsere Fig. 18 B eine Kopie darstellt, nehmen sie jedoch nicht diese Stellung ein, sondern sie stehen, gleichwie bei den vorher behandelten Gattungen, mitten vor den Rändern der äusseren Petalen. Nach Payer sollten sie »superposées par paire aux pétales extérieurs» sein, was auch in seinen Figuren der Fall ist; in diesen sind jedoch die paarweise zusammengehörenden Glieder einander stärker genähert, als ich sie tatsächlich bei Untersuchung entsprechender Entwickelungsstufen gefunden habe. In Wirklichkeit stehen die vier betreffenden Staubblätter, wenigstens in Blüten mit einigermassen reich entwickeltem Androeceum, gerade so wie in Benecke's Diagramm, und sie bilden folglich ein fast rechtwinkliges diagonales Kreuz. Hierdurch erhält man natürlich leicht den Eindruck, dass sie mit den Kronblättern alternieren. Die diagonale Kreuzstellung beruht jedoch darauf, dass die äusseren Petalen am Grunde eine ansehnlichere Breite als die inneren besitzen, ein Verhältnis, das auf dem photographierten Mikrotomschnitt auf Taf. 1 Fig. 7 deutlich hervortritt. Eine Musterung dieses Schnittes, der derselben Blüte wie Diagr. 42 angehört, zeigt tatsächlich, dass die inneren Petalen eine 4-zählige Staubblattgruppe stützen, die äusseren dagegen eine 7- bzw. 8-zählige, sowie dass die vier betreffenden Staubblätter, welche im Schnitte ein rechtwinkliges diagonales Kreuz bilden, diese Stellung nicht dadurch erhalten, dass sie mit der Krone alternieren, sondern dadurch dass sie, um drei, bzw. vier, zwischenliegenden Gliedern Platz zu geben, gegen die Ränder der breiteren äusseren Petalen von einander abgerückt sind. Wenn die zwischenliegenden Glieder, die in dem erwähnten Fall drei radiierende Reihen bilden, weniger sind und nur eine einzige Reihe bilden, wie in Diagr. 1 und 6, kommen tatsächlich die betreffenden Staubblätter nicht so weit gegen die Kronblattränder hinaus, und ihre Stellung innerhalb der äusseren Petalen wird dann unzweideutig. In dieser Hinsicht beleuchtend ist u. A. die durch den photographierten Mikrotomschnitt auf Taf. 1 Fig. 8 sowie durch Diagr. 58 repräsentierte Blüte. Wenn man von dem Verhältnis absieht, dass diese Blüte im Perianth und Androeceum ausnahmsweise dreizählig ist, und dass zwei der inneren Petalen in typische Staubblätter umgebildet sind, hat sie ganz dieselbe Topographie aufzuweisen wie Diagr. 6. Mitten vor den inneren Kronblättern steht also ein einzelnes Staubblatt und vor den äusseren eine Tetrade, deren Seitenglieder hier näher an einander gerückt sind,

weil die zwischen ihnen befindlichen radiale Anordnung haben. Dass die Tetraden als Ganzes, und folglich auch ihre seitlichen Glieder, ihren Platz innerhalb der äusseren Kronblätter haben, ist ja hier ganz offenbar. — Aus dem jetzt Angeführten ergibt sich, dass die vier Staubblätter, die von EICHLER und BENECKE theoretisch in die Kronblattinterstitien verlegt worden sind, in Wirklichkeit eine wesentlich andere Stellung einnehmen, indem sie in Übereinstimmung mit den Angaben PAYER's den äusseren Petalen paarweise opponiert sind. — Hieraus folgt aber, dass, abgesehen von der in Diagr. 10 vorhandenen Anordnung (worüber im Folgenden), sich die Staubblätter gleichwie bei den früher besprochenen Gattungen auf vier den Kronblättern entsprechende Gruppen verteilen, und schon hierdurch wird es wahrscheinlich, dass das Androeceum bei *Chelidonium* in gleicher Weise entstanden, d. h. durch Verzweigung von 2 + 2 mit den Kronkreisen alternierenden primitiven Anlagen.

Um hierüber Gewissheit zu erzielen, muss jedoch auch die Anordnung der übrigen Staubblätter studiert, sowie eingehende Untersuchungen über die Entwickelungsfolge des Androeceums angestellt werden. Sowohl PAYER wie BENECKE zufolge sollten die vier soeben besprochenen Staubblätter die ältesten sein. Dies kann tatsächlich, sobald die Staubblattzahl der Blüte 16 übersteigt, als Regel betrachtet werden. Bleibt sie aber darunter stehen, tritt gleich oft ein anderes Verhältnis ein, welches wiederum das herrschende zu werden scheint, wenn die Zahl unter 12 sinkt, und das sich darin äussert, dass die Staubblätter, die in der Mittellinie der äusseren Petalen stehen, zuerst angelegt werden. Tatsächlich begegnet uns dieses Verhältnis links in Diagr. 4, 8, 18, rechts in Diagr. 19 und beiderseits in Diagr. 1 (das zwei verschiedene Blüten repräsentiert), 3, 6, 13, 20, 22, wie auch an allen drei Stellen in der trimeren Blüte des Diagr. 58. Wenn in einer Blüte beiderseits das betreffende Staubblatt zuerst angelegt wird, beginnt folglich das Androeceum mit einem zweizähligen Quirl. Eine weitere Abweichung lässt sich indessen nicht selten konstatieren, indem die drei Staubblätter, die sich unmittelbar vor einem äusseren Kronblatt befinden, gleichzeitig entstehen. Dies begegnet uns rechts in Diagr. 11 und 26, links in Diagr. 19 und 29, sowie beiderseits in Diagr. 15, 52, 53, 55. Hier liegen also Fälle vor, wo das Androeceum mit sechs, auf zwei dreizählige transversale Phalangen verteilten Staubblättern beginnt. Aus dem Angeführten ergibt sich schon, dass in der Anlegungsfolge der Staubblätter bedeutende Verschiedenheiten vorkommen, und dass man beim Versuch das Androeceum in distinkte Quirle zu zerlegen, schon wenn es die aller äussersten Glieder gilt, auf bedeutende Schwierigkeiten stösst. Aus den mitgeteilten Tatsachen muss man unbedingt den Eindruck erhalten, dass die Entstehungsfolge der Staubblätter von der Art und Weise abhängig ist, in welcher sich die Verzweigung der ursprünglichen Anlagen vollzieht, und dass diese wiederum durch die Stärke der Primordien bedingt wird. In Diagr. 30—57, wo das Androeceum reich entwickelt ist, hat nämlich die erste Verzweigung der Anlagen in allen untersuchten Fällen zur Entstehung je zweier, vor den Kronblatträndern stehender Glieder geführt, während dagegen in Blüten mit schwächeren Androecealanlagen recht oft in erster Reihe ein einzelnes Staubblatt abgesondert wird, so dass in den transversalen Anlagen eine Anordnung zustande kommt, die ganz mit der in den medianen übereinstimmt, die stets bedeutend schwächer als jene sind (so haben z. B. die Staubblätter der transversalen Gruppen in

Diagr. 1, 3, 6, 13, 20, 22 dieselbe Anlegungsfolge und Anordnung aufzuweisen wie die der medianen Gruppen in Diagr. 15, 18, 19, 20, 22, 27, 32, 37—49, etc.).

Wir gehen aber jetzt zur Frage von der Gruppierung und Anlegungszeit derjenigen Staubblätter über, die sich unmittelbar vor den inneren Petalen befinden. Nach PAYER sollten sie zwei an Zahl und diesen Kronblättern paarweise opponiert sein. Hierzu ist indessen zu bemerken, dass sie in Wirklichkeit selten zwei sind, wie in Diagr. 5 (oben), 7, 8 (unten), 13, 16 (unten), wo sich überall keine anderen Staubblätter vorfinden, sowie in Diagr. 21, 24, 25 (unten), 29 (unten), wo auch andere Glieder zur Entwickelung gelangt, dass aber, wenn zwei zugegen sind, ihre paarweise Stellung vor diesen Kronblättern unstreitig ist. In allen übrigen untersuchten Fällen habe ich, in Übereinstimmung mit der Angabe BENECKE's unmittelbar innerhalb der inneren Petalen nur ein Staubblatt gefunden. Diese in die Medianlinie der Blüte fallenden Staubblätter sollten nun nach BENECKE zur gleichen Zeit wie die beiden transversalen angelegt werden, die auf unserer Fig. 18 B mit »2» bezeichnet sind, wodurch man einen Androeceal quirl erhielte, der mit den vier von diesem Forscher in die Kronblattinterstitien verlegten Staubblättern alternierte. Obgleich es schon dargelegt ist, dass die vier letzterwähnten Stamina nicht die angegebene Stellung einnehmen und folglich auch keinen tetrameren Quirl bilden, ist es immerhin für die Beantwortung der Frage, ob überhaupt distinkte Quirle in der *Chelidonium*-Blüte vorkommen, von grösster Wichtigkeit, die Angabe über das gleichzeitige Entstehen der medianen und der transversalen Staubblätter »2» in der soeben angeführten Figur zu prüfen. Dieser Frage habe ich deshalb besondere Aufmerksamkeit gewidmet, und als Resultat der Untersuchung hat sich ergeben, dass die beiden durch Diagr. 42 und 45 vertretenen Blüten die einzigen sind, wo die Anlage der vier erwähnten Glieder simultan erfolgte und zugleich nach dem Entstehen der »1» eintrat, und dass sich sonst fast alle denkbaren Fälle verwirklicht sind. Diese sind zahlreich, und ich meine nicht unterlassen zu dürfen, hier einige derselben anzuführen. Im Diagr. 55 sind die zwei medianen Staubblätter nach den sechs simultan hervorgetretenen transversalen angelegt, und in diesem Fall sollte also auf einen 6-zähligen äusseren Quirl ein damit alternierender 2-zähliger folgen. Im Diagr. 6 sind die medianen Staubblätter nach den beiden betreffenden transversalen angelegt, aber gleichzeitig mit den vier Staubblättern »1» in Fig. 18 B; hier sollte also im Gegensatz auf einen 2-zähligen äussersten Quril ein 6-zähliger folgen. In Diagr. 1—4, 14, 15, 19, 20, also in einigen einfacher gebauten Blüten, sind ebenfalls die medianen Staubblätter nach den beiden transversalen angelegt, da aber diese hier nach den vier paarweisen »1» folgen, sollten in der Mehrzahl dieser Blüten die medianen Staubblätter einen selbständigen 2-zähligen Quirl bilden, dem zwei andere gleichfalls zweizählige vorangingen, die jedoch nicht mit einander alternieren(!). Einen ganz analogen Fall hat die trimere Blüte in Diagr. 58 aufzuweisen. In nahezu der Hälfte der untersuchten Blüten (siehe Diagr. 9, 10, 27, 28, 30—41, 43, 44, 46—51, 56) sind dagegen die medianen Staubblätter vor den betreffenden transversalen angelegt, und zwar zunächst nach den vier paarigen ältesten; in solchen Fällen beginnt also das Androeceum mit drei 2-zähligen Wirteln, die sich in kontinuierlicher Alternation befinden. In Diagr. 11 und 13 begegnen uns wieder andere Fälle, bezüglich welcher es doch genug sein mag, auf die Altersbezeichnung der Staubblätter hinzuweisen. — Aus der hier dargelegten Untersuchung geht

hervor, dass der zweite Staubblattquirl BENECKE's, also der in unserer Fig. 18 B mit »2» bezeichnete, nur ausnahmsweise (in 2 Blüten von etwa 50) als solcher anzutreffen gewesen ist, sowie dass, falls man die acht bisher besprochenen Staubblätter auf Kreise verteilen will, sich am ehesten folgende Anordnung ergeben muss: 1:o ein doublierter zweizähliger transversaler Kreis, 2:o ein einfacher zweizähliger medianer, 3:o ein einfacher zweizähliger transversaler. Auch diese Kreisanordnung hat jedoch nur eine beschränkte Gültigkeit, indem sie, wie wir soeben erfahren, nur für ungefähr die Hälfte des untersuchten Blütenmateriales eintrifft.

Versetzen wir uns weiter in das Androeceum hinein, stossen wir auf womöglich noch wechselndere Verhältnisse. Auf die bisher behandelten Staubblätter sollte nach BENECKE ein achtzähliger Quirl folgen — in Fig. 18 B mit Buchstaben bezeichnet. Nun verhält es sich zwar so, dass man in der Mehrzahl Blüten mit 16—26 Staubblättern tatsächlich acht in der durch die Figur angegebenen Anordnung antrifft; durch eine Untersuchung ihrer Entstehungsfolge hat sich jedoch herausgestellt, dass sie nur in einer Blüte (Diagr. 18, wo sie jedoch nicht vollzählig sind) simultan entstanden sind. In einer Blüte (Diagr. 14, wo ebenfalls Defekte vorkommen) sind die transversalen Glieder (*a*) mit Sicherheit früher als die medianen (*b*) angelegt, und in anderen ist eine ganze Reihe anderer Fälle konstatiert worden. Der gewöhnlichste scheint zu sein, dass im Gegenteil die vier medianen Glieder, die paarweise den inneren Petalen opponiert stehen, früher angelegt werden als die vier transversalen, die paarweise den äusseren Kronblättern entgegen stehen; diese Succession kommt nämlich in Diagr. 22, 32, 36, 37, 39, 51 vor, d. h. in ungefähr 12 % der untersuchten Blüten. In Übereinstimmung hiermit sollten also, bei weiterer Verteilung in Kreise, auf die drei bereits besprochenen folgen: 4:o ein doublierter zweizähliger medianer, 5:o ein doublierter zweizähliger transversaler. Dieses Resultat gewinnt an Interesse durch die nahe Übereinstimmung mit dem Befund bei *Eschscholtzia*, wo, wie früher erwiesen, dieselbe Abwechslung doublierter und nicht doublierter »Kreise» vorkommt, nur mit dem Unterschied, dass die Glieder des Kreises 2 dort in der Regel paarig sind, was, wie wir gesehen, bei *Chelidonium* nur selten der Fall ist. — Was schliesslich den innersten, in Fig. 18 B mit »4» bezeichneten Quirl BENECKE's betrifft, so habe ich ihn in keiner einzigen Blüte 6-zählig angetroffen, wohl aber in ein paar Fällen unvollständig 8-zählig (Diagr. 42 und 45); mit Rücksicht auf die Anlegungsfolge der Glieder hat es sich jedoch herausgestellt, dass die beiden medianen vor den anderen entstehen, wodurch die soeben erwähnte Abwechslung doublierter und nicht doublierter zweizähliger Kreise fortzufahren scheint. Auf eine Analyse von Blüten mit noch reicher entwickeltem Androeceum einzugehen, scheint mir überflüssig, und es ist übrigens kaum möglich, dort sichere Resultate zu erzielen.

Aus dem Angeführten geht wohl zur Genüge hervor, dass, wenn man das Androeceum der *Chelidonium*-Blüte in eine Mehrzahl Kreise zerlegen will, diese durchgehends zweizählig werden müssen. Es ist jedoch deutlich erwiesen worden, wie wenig ausgeprägt selbst diese Kreise sind, indem sie sogar im peripheren Teil des Androeceums nur in einer verhältnismässig geringen Prozentzahl der untersuchten Blüten regelrecht aufeinander folgen. Oft genug kommen ausserdem Bauverhältnisse vor, die jede Annahme zweizähliger Androecealquirle vollkommen unhaltbar machen. So gehen in Diagr. 1—4,

14, 19, 20 und 58 den episepalen Staubblättern zwei Quirle voran, die beide alternisepal sind. Unter solchen Umständen die Verteilung des Androeceums in zahlreiche Kreise beizubehalten, ist selbstverständlich nicht denkbar. Die einzige zulässige Deutung der erwähnten Diagramme wird tatsächlich folgende: in Diagr. 1 und 2 gehen den medianen Staubblättern zwei transversale Gruppen voran, die hier dreigliedrig mit in zwei verschiedenen Abteilungen angelegten Gliedern sind. In Diagr. 3 und 4 ist der Zustand wesentlich derselbe, mit dem Unterschied jedoch, dass eine der transversalen Gruppen viergliedrig ist und dass das vierte Glied gleichzeitig mit den beiden medianen Staubblättern angelegt ist. Dass dieses vierte Glied keinem selbständigen Kreis angehört, sondern das Ergebnis einer stärkeren Verzweigung einer transversalen Gruppe, und somit einer solchen zuzuzählen ist, geht hinreichend deutlich aus Diagr. 7 hervor, wo das betreffende Staubblatt an seinem Grunde mit einem aussen davor stehenden vereint ist. In Diagr. 58 findet sich eine solche viergliedrige Gruppe innerhalb jedes äusseren Kronblattes vor, im Übrigen ist aber der Bau mit dem des Diagr. 3 identisch. In Diagr. 14 sind ebenfalls die transversalen Gruppen viergliedrig, wenngleich mit einer solchen Anordnung der verschiedenen Glieder, dass die Gruppen als unvollständig fünfgliedrig aufgefasst werden können; in Alternation mit ihnen stehen hier zwei mediane dreigliedrige (die unteren unvollständig), deren Initialglieder, d. h. die Staubblätter »4», nach den transversalen Staubblättern »1» und »2» angelegt sind. In Diagr. 19 und 20 ist eine der transversalen Gruppen fünfgliedrig. Dass auch die Fünfzahl als Resultat fortgesetzter Verzweigung einer und derselben Staubblattgruppe aufzufassen ist, erhellt aus Diagr. 12. Über dem rechten Kronblatt haben wir hier fünf Staubblätter (von denen die zwei äussersten in Petalen umgebildet sind); die beiden inneren sind zur halben Länge der Filamente mit einander vereint (vergl. nebenstehende Fig. 19 A), und aus ihrer Stellung ist deutlich ersichtlich, dass das eine mit dem soeben erwähnten vierten Staubblatt in Diagr. 3, 4 und 7 identisch ist. Ihre Anordnung ist folglich nicht dieselbe wie in den Pentaden der Diagr. 19 und 20, denkt man sich sie aber vollständig von einander getrennt, würden sie sich den Platzverhältnissen zufolge höchst wahrscheinlich in derselben Weise wie dort geordnet haben.

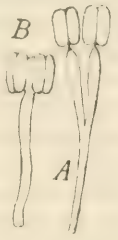


Fig. 19. — *Chelidonium majus.* — A. Zwei unten vereinte Staubblätter aus Diagr. 12. — B. Zwei in ihrer ganzen Länge vereinte Staubblätter aus Diagr. 48.

Durch die Auffassung, dass das Androeceum aus zwei transversalen und zwei etwas später angelegten medianen Gruppen besteht, ist also eine befriedigende Erklärung des Baues der betreffenden Blüten erzielt. Da man jedoch auch in mehr polyandrischen Blüten zuweilen auf das Verhältnis trifft, dass Staubblätter, die verschiedenen Quirlen angehören sollten aber derselben Gruppe zuzuzählen sind, mehr oder weniger hoch hinauf mit einander verwachsen sind — siehe Diagr. 38, wo zwei Staubblätter im untersten Viertel der Filamente vereint sind, und Diagr. 48, wo ein dem Anschein nach einheitliches Staubblatt zwei Gefässbündel im Filament und eine doppelte Anthere (vergl. nebenstehende Fig. 19 B) besitzt — ein entsprechendes Verhältnis aber nie in bezug auf Staubblätter aus verschiedenen Gruppen beobachtet ist, so muss die Auffassung berechtigt sein, dass in der *Chelidonium*-Blüte das Androeceum nicht aus zahlreichen Quirlen sondern aus vier mehr oder weniger reich verzweigten Staubblattgruppen zusammen-

gesetzt ist. Gleichwie bei den vorher behandelten Gattungen ist also das Androeceum von *Chelidonium* als aus 2 + 2 unter einander und mit den Kronenwirteln alternierenden und in eine wechselnde Anzahl von Staubblättern gespaltenen primitiven Anlagen aufgebaut zu betrachten.

Bei einer solchen Deutung lassen sich eine Menge sonst schwer zu erklärender Organisationsverhältnisse der *Chelidonium*-Blüte leicht verstehen. Wie aus der mitgeteilten Diagrammserie ersichtlich, befinden sich unter 59 genauer untersuchten Blüten nur die beiden durch Diagr. 1 repräsentierten in voller Übereinstimmung hinsichtlich der Topographie und Entwickelung des Androeceums; im Übrigen lässt sich nämlich weiter nichts als konstant bezeichnen, als dass die Initialglieder der äusseren Anlagen etwas früher als die der inneren angelegt werden. Eine so unerhörte Variation liesse sich wohl kaum denken, falls das Androeceum aus distinkten Kreisen aufgebaut wäre; durch die hier gegebene Deutung wird sie aber selbst mit Hinsicht auf die einfachst gebauten Blüten leicht begreiflich, weil eine verschiedene Verzweigung der ursprünglichen Anlagen offenbar wechselnde Anordnung und Succession der Einzelstaubblätter mit sich führen muss. Dadurch dass die grossen, durch die Primordien repräsentierten Einheiten immer regelrecht mit einander alternieren, ergibt sich auch innerhalb recht weiter Grenzen Gelegenheit zu derartigen Ungleichmässigkeiten in der Anordnung der kleinen Einheiten, also der Einzelstaubblätter, ohne dass das Alternationsprinzip zu sehr zu beeinträchtigt werden braucht. - Falls wir, um einige Beispiele vorzuführen, uns erstens wieder den Diagr. 1 und 2 zuwenden, die bei Annahme von Kreisen im eigentlichen Sinn nahezu unbegreiflich sind, indem hier zwei transversale Quirle einem medianen vorangehen sollten, so erklärt sich dieser Bau, wie bereits angedeutet, dadurch, dass zwei transversale Phalangen vor dem medianen Kreis als Einheiten angelegt sind, jedoch in der Weise, dass ihre Ausbildung in zwei Stufen erfolgt, und was die Verschiedenheiten in diesen Diagrammen betrifft, so hängt sie offenbar mit einer verschiedenen Verzweigungsweise in den durch die Phalangen repräsentierten äusseren Anlagen zusammen, indem die in der Mittellinie der Petalen stehenden Glieder im einen Fall vor, im anderen nach den vier anderen ausgebildet worden sind. Wenn diese Verschiedenheit in der Verzweigung an verschiedenen Seiten derselben Blüte vorkommt, wie in Diagr. 4, bildet sie nicht nur den Ausgangspunkt für eine neue Variationsserie, sondern macht auch jede Deutung unmöglich, die sich auf Unterscheidung einer Mehrzahl distinkter Kreise gründet. Fernere Variation kann selbstverständlich dadurch eingeleitet werden, dass den Initialgliedern der inneren Anlagen, welche, wie bereits hervorgehalten, immer später als die der äusseren entstehen, bald sechs transversale Staubblätter vorangehen, wie wir es in Diagr. 1—4 gesehen, bald nur zwei (Diagr. 6) oder vier (Diagr. 9). Wenn die inneren Anlagen mehrgliedrig sind, kann die Variation offenbar dadurch noch gesteigert werden, dass die Verzweigung, ebenso wie in den äusseren Anlagen, in verschiedener Weise erfolgt, so dass man beispielsweise bei Dreizahl bald die in Diagr. 15, bald dagegen die in Diagr. 20 vorhandene Anordnung erhält, u. s. w. — Es wurde bereits gezeigt, wie jeder solcher Wechsel für sich allein die Annahme von distinkten Androecealwirteln, selbst in den einfacher gebauten Blüten, erheblich erschwert, und in Kombination mit anderen vollkommen unmöglich macht; bei der hier gegebenen Deutung erhalten sie jedoch sämtlich ihre natürliche Erklärung.

Auch die Tatsache, dass die Karpiden unabhängig von der Anordnung der Staubblätter immer transversal stehen (siehe z. B. Diagr. 6), versteht sich dann ohne Weiteres.

Bloss ein Umstand mag beim ersten Blick ein Hindernis für die Auffassung zu bilden scheinen, dass das Androeceum aus vier den Petalen opponierten Anlagen besteht, nämlich dass man in recht zahlreichen Blüten (Diagr. 9, 10, 17, 26, 28, 29, 35, 36—38, 40, 43, 46, 50, 52, 53, 55—57) Staubblätter mehr oder weniger exakt in einem Kronblattintervall plaziert findet.[1] Hierzu ist gleich zu bemerken, dass es nie eins von den äusseren, sondern immer eins der innersten Staubblätter der Blüte ist, das eine solche Stellung einnimmt. Das fragliche Verhältnis ist, wenn auch seltner, auch bei den vorher behandelten Gattungen beobachtet worden, und ist dort damit erklärt, dass die Primordien, die sich in ihren peripheren Partien scharf von einander getrennt halten, weiter einwärts mit ihren Flanken zusammenfliessen können (vergl. Fig. 14, S. 43); da nun die Primordien nicht zum Mindesten an ihren Flanken Staubblätter ausbilden, sieht man leicht ein, dass gerade in den inneren Partien des Androeceums das betreffende Stellungsverhältnis leicht entstehen kann. Wenn man betreffs der *Chelidonium*-Blüte bedenkt, dass der Androecealkreis ganz eng ist, kann man sich nicht darüber wundern, dass uns die fragliche Anordnung gerade bei dieser Gattung verhältnismässig oft entgegentritt. Da ausserdem bloss eine einzige der untersuchten Blüten (Diagr. 10) Staubblätter vor sämtlichen Kronblattinterstitien aufzuweisen hat, und nur zwei (Diagr. 29 und 55) solche vor drei der Zwischenräume besitzen, so muss die Erscheinung jedenfalls als äusserst unbeständig zu betrachten sein, und ist deshalb ohne Zweifel in der gleichen Weise wie bei den früher besprochenen Gattungen zu erklären. Ein wirkliches Hindernis für die hier vorgelegte Deutung des Androeceums bildet sie folglich nicht.

Der Blütenbau von *Chelidonium* kann also durch folgende Formel angegeben werden:

$$S\ 2,\ C\ 2+2,\ A\ 2^{m}+2^{m-n},\ G\ 2.$$

Der Wert von m wechselt in den untersuchten Blüten zwischen 3 und 11. Was n betrifft, so ist diese Zahl nur in einem einzigen Fall (Diagr. 31) = 0 gewesen; meistens wechselt es zwischen 2 und 4. In einfacher gebauten Blüten bleiben deshalb die inneren Primordien oft ungeteilt und also durch ein einzelnes Staubblatt vertreten. Im Übrigen sind sowohl m wie n auch in der Art Schwankungen unterworfen, dass jedes von ihnen sehr oft an verschiedenen Seiten derselben Blüte verschiedene Zahlen repräsentiert. — Die Anordnung der Glieder innerhalb ein und derselben Anlage betreffend, ist hervorzuheben, dass, zum Unterschied von den früher behandelten Gattungen, die Initialglieder der inneren Anlagen in der weit überwiegenden Mehrzahl von Fällen ungepaart auftreten, sowie dass sich in oligandrischen Blüten eine Tendenz in dieser Richtung auch bei den äusseren Anlagen bemerkbar macht.

[1] Solche Staubblätter sind in den Diagrammen mit einem Punkt in der Mitte bezeichnet.

Sanguinaria L.

Von *Sanguinaria canadensis* L., der einzigen hierher gehörigen, aber aus einer Anzahl von Rassen bestehenden Art, habe ich die Form untersucht, die von Fedde und übrigens schon von Linné als die typische betrachtet worden ist. Von dieser habe ich nämlich im hiesigen botanischen Garten lebendes Material zur Verfügung gehabt.

Die direkt vom Rhizom aufsteigende einzelne Blüte wird von einem langen Stiel getragen, dem Vorblätter fehlen. Die Blütenachse hat — augenscheinlich im Zusammenhang mit gewissen Eigentümlichkeiten im Blütenbau, über die im Folgenden zu berichten ist — die Form einer Ellipse, deren grösster Durchmesser mit dem Kelch gekreuzt steht; in den Diagrammen Baillon's und Eichler's, die S. 67 reproduziert sind, ist sie irrtümlich als durch die Mittellinie der Kelchblätter laufend angegeben.

Der Kelch, der aus zwei fast häutigen, leicht abfallenden Blättern besteht, bildet einen rechten Winkel mit der Ebene, die durch das zuerst hervortretende Laubblatt fällt. Ob die Blüte, die im Knospenstadium von diesem Blatt umschlossen ist, in seiner Achsel steht — in welchem Falle die Kelchblätter transversal sein sollten — oder ob die Blüte möglicherweise terminal ist, habe ich unermittelt lassen müssen; gegen das erstere Alternativ spricht der Umstand, dass das Blatt nicht selten ausser der Blüte auch noch eine ausserhalb derselben befindliche Blattknospe umfasst. Um den Vergleich mit übrigen Gattungen zu erleichtern, habe ich es aber als jedenfalls vorteilhafter angesehen, in den beigefügten Diagrammserien die Blüten so zu orientieren, als ob die Kelchblätter mediane Stellung hätten.

Krone.

Bei der fraglichen Gattung bietet die Blütenkrone ein ganz besonderes Interesse dar. Man hat jedoch bisher eine irrtümliche Vorstellung von ihrem Bau gehabt.

Baillon (*1872*, 115) gibt seine Auffassung mit folgenden Worten an: »Ses pétales sont au nombre de huit à douze, chacune des pièces de ses deux corolles étant remplacée par deux ou trois folioles, inégales et imbriquées», und fügt das in unserer Fig. 20 A reproduzierte Diagramm bei. — Eichler (*1878*, 189) spricht sich in derselben Richtung aus: »Bei *Sanguinaria* treten statt der einzelnen Petalen der vorigen Arten deren je 2 oder 3 auf, vielleicht infolge von Dédoublement» und teilt das Diagramm mit, das in unserer Fig. 20 B wiederzufinden ist. Diesen beiden Auktoren zufolge sollte also die Krone in einfacheren Fällen aus einem doublierten transversalen äusseren Kreis und einem gleichfalls verdoppelten medianen inneren bestehen.

Čelakovský hingegen sagt (*1895*, 53) über die in den Blütenkreisen der Papaveraceen vorkommenden Zahl u. A.: »*Sanguinaria* besitzt ganz regelmässig den zweiten und dritten Kreis» (d. h. die zwei Kronenquirle) »4-zählig (nach Baillon wohl auch 6-zählig)», und in einer Note fügt er hinzu: »An Dédoublement, welches man hier nach Baillon's Diagramm supponiren könnte und auch wohl supponirt hat, ist dabei nicht zu denken. Ich finde an gut getrocknetem Material zwei 4-zählige, unter einander alternirende Peta-

lenkreise, während dieselben nach BAILLON's Diagramm so ziemlich einander supponirt wären, was bei der allseitigen Ausbreitung der Corolle gar nicht möglich ist». — Nach ČELAKOVSKÝ sollte also die Krone aus einem 4-zähligen ortogonalen äusseren und einem 4-zähligen diagonalen inneren Kreis bestehen.

Wie oben angedeutet, ist jedoch weder die BAILLON-EICHLER'sche noch ČELAKOVSKÝ's Auffassung die richtige. Wenden wir uns zuerst dem äusseren Kronenkreise zu, so finden wir ihn nämlich aus nur zwei mit dem Kelch alternierenden und folglich transversalen Blättern bestehend. Unabhängig davon, ob die Blüte überhaupt wenige oder zahlreiche Petalen besitzt, ist dieses Verhältnis vollkommen konstant. Diese beiden äusseren Kronblätter haben ungefähr dieselbe Grösse und Gestalt wie die übrigen (länglich mit verjüngter Basis), doch ist ihre Länge und noch öfter ihre Breite etwas grösser. Die erwähnten Differenzen sind jedoch bei der typischen Form der Art so unbedeutend, dass es, wenigstens in geöffneten Blüten, wo der Kelch immer abgefallen ist, schwer oder unmöglich sein kann, allein mit Stütze hiervon diese Kronblätter von den inneren zu erkennen, und da ausserdem in solchen Blüten keine Deckung an der Basis der Petalen stattfindet, ist leicht einzusehen, wie Irrtümer nicht nur betreffs der Stellung dieser Kronblätter im Verhältnis zum Kelch sondern auch bezüglich der Anzahl von Petalen, die tatsächlich in den äusseren Quirl eingehen, haben entstehen können. Einer wie es scheint bisher nicht beachteten Struktureigentümlichkeit der beiden fraglichen Kronblätter zufolge, ist es jedoch selbst in ganz geöffneten Blüten sehr leicht sie zu erkennen. Die Eigentümlichkeit besteht darin, dass diese Petalen, wie in den S. 68 beigefügten Kronendiagrammen angedeutet ist, am Grunde ihrer Rückseite eine kleine sackförmige Ausstülpung aufweisen, die in die schmalen Interstitien zwischen den Insertionsflächen der Kelchblätter herabragt. Obgleich die Ausstülpungen kleiner als ein Stecknadelknopf sind, stellen sie jedoch ein untrügliches Merkmal dar, und sie gewinnen übrigens noch dadurch an Interesse, dass sie offenbar den Sporen, bzw. weiten Säcken homolog sind, die am Grunde der entsprechenden Blätter sowohl bei den *Fumarioideae* wie auch bei manchen *Cruciferae* anzutreffen sind. Da sich solche Aussackungen nie an den übrigen Kronblättern finden, und da ferner Narben nach den abgefallenen Sepalen bei genauerer Untersuchung deren Platz deutlich genug angeben, so ist es leicht nachzuweisen, dass die beiden äusseren Kronblätter konstant mit dem Kelch alternieren. Dass der äussere Kronenquirl nur aus diesen mit basalen Ausstülpungen versehenen Blättern besteht, lässt sich auf makroskopischem Wege schwerlich feststellen, tritt aber in Schnittserien durch die Blütenachse (siehe Photographie, Taf. 1, Fig. 9) vollkommen deutlich hervor, indem man an solchem Material die betreffenden Petalen immer weiter abwärts inseriert findet als die übrigen. — Der äussere Kronenkreis besteht also, gleichwie

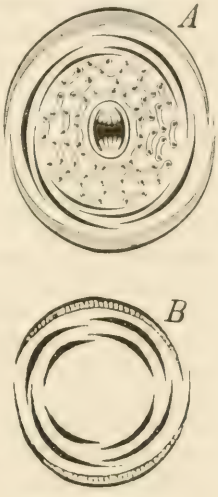


Fig. 20. — A BAILLON's, B EICHLER's Diagramm von *Sanguinaria canadensis*.

bei den übrigen dimeren Papaveraceen, immer aus nur zwei mit dem Kelch alternierenden Blättern.

Die Zahl der inneren Kronblätter ist hingegen sehr wechselnd. In dem von mir untersuchten Material, das aus 67 Blüten der typischen Form der Art bestand, variierte sie also, wie aus den hier beigefügten Kronendiagrammen ersichtlich, zwischen 3 und 8. Die Diagrammserie gibt zugleich an, dass, während die Verschiedenheiten im Übrigen

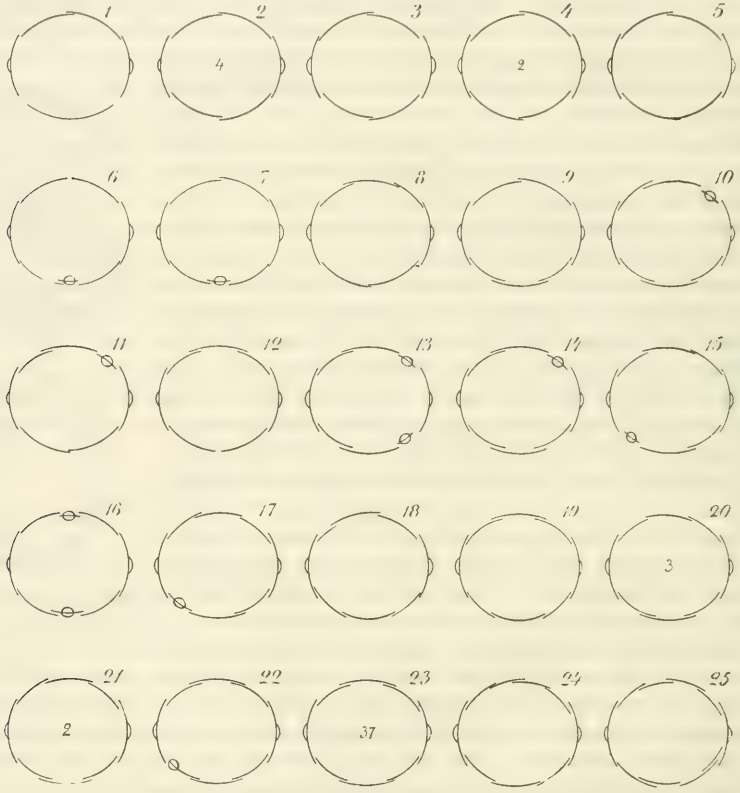


Fig. 21. — Kronendiagramme von *Sanguinaria canadensis*.

sehr gross sind, 37 Blüten das in Diagr. 23 angegebene Verhalten aufweisen, welches somit als das typische anzusehen ist. Die fragliche Pflanze hat also in gewöhnlichen Fällen 6 innere Petalen, auf zwei mediane Phalangen gleichmässig verteilt, in denen das mittlere Blatt mit seinen beiden Rändern die seitlichen deckt. Offenbar sind es Blüten dieses Baues, die Čelakovský zur Untersuchung gehabt, und wenn er zu der Auffassung gelangt, dass die Krone aus 4-zähligen Quirlen, einem ortogonalen und einem diagonalen,

besteht, so erklärt sich dies einerseits daraus, dass die Kronblätter, die an beiden Rändern gedeckt sind (siehe Diagr. 23), tatsächlich annähernd diagonal stehen, andrerseits auch daraus, dass sich die Insertionshöhe der Petalen an Herbarmaterial selbstverständlich nicht feststellen liess. Im Vorstehenden ist jedoch erwiesen, dass die beiden transversalen Kronblätter allein eine untere Etage bilden, und was die übrigen betrifft, so zeigen Schnittserien durch die Basalpartie der Blüte, dass sie sämtlich, es mögen ihrer wenig oder zahlreiche vorhanden sein, eine zweite, weiter oben befindliche Etage bilden. Hiermit stimmt auch die Tatsache überein, dass die beiden medianen Kronblätter, die Čelakovský zu dem äusseren Quirl mitrechnete, keineswegs immer mit beiden Rändern decken, sondern oft nur mit dem einen (so oben in Diagr. 8, 15, 17 und unten in Diagr. 24, sowie auch in Diagr. 20 und 21, welche letzteren fünf verschiedene Blüten repräsentieren); zuweilen sind sie sogar an beiden Rändern gedeckt, wie unten in Diagr. 18 und 19. Was ferner den Umstand betrifft, dass beispielsweise in Diagr. 23 vier Petalen annähernd diagonal stehen, so erklärt sich dies offenbar ganz einfach daraus, dass die Blütenachse keine eckig rektanguläre, sondern eine abgerundet elliptische Form besitzt. Schon das jetzt angeführte macht mehr als wahrscheinlich, dass die Kronblätter der zweiten Etage einen zweizähligen medianen Quirl repräsentieren, dessen Blätter gewöhnlich in drei vollkommen geschiedene Partien von ungefähr derselben Grösse und Form wie die ungeteilten Petalen des äusseren Quirls gespalten sind. Hält man sich an den durch Diagr. 23 illustrierten, am häufigsten vorkommenden Fall, könnte man sich zwar vorstellen, dass auch der innere Kronenquirl nur aus zwei Blättern, nämlich den beiden medianen, bestände (man würde dann Übereinstimmung mit den übrigen Papaveraceen gewinnen), und dass die angrenzenden in Petalen umgewandelte Staubblätter wären (wir haben ja solche Umwandlungen bei *Papaver* kennen gelernt), aber schon der Umstand, dass die sechs betreffenden Blätter dieselbe Höhenlage einnehmen, spricht entschieden dagegen. Ausserdem haben wir bereits gesehen, dass eine Mehrzahl Blüten mit im Übrigen gleichem Bau Deckungsverhältnisse aufweisen, die gar zu sehr gegen eine solche Auffassung streiten müssten, und eine Prüfung der Diagrammserie im Ganzen macht tatsächlich eine solche Annahme ganz unmöglich. Oben in Diagr. 24 und 25 haben wir also eine Reihe von vier Kronblättern, von denen keines in der Medianlinie der Blüte steht, und in einer grossen Menge von Fällen trifft man an der Stelle dreier Kronblätter bloss zwei, ein Umstand der sich vernünftigerweise ja nicht anders erklären lässt, als dass die Teilung in drei hier durch eine Teilung in zwei ersetzt worden ist. Vollkommen massgebend ist jedoch Diagr. 1, wo uns unten ein einziges in der Medianlinie stehendes Kronblatt begegnet, dessen Breite etwas grösser als die der beiden oberen ist.[1] Es ist ja ganz einleuchtend, dass jenes den beiden letzteren und folglich auch den 3- resp. 4-zähligen Phalangen in Diagr. 23 und 24 entspricht. Der äussere zweizählige Kronenkreis wird folglich von einem damit alternierenden ebenfalls zweizähligen, aber in verschiedenem Grade doublierten inneren befolgt; die Krone von *Sanguinaria* weist somit nur eine Modifikation des für die Familie überhaupt geltenden Grundplanes auf.

Bei *Roemeria* und *Glaucium* haben wir gesehen, dass in schwach entwickelten Blü-

[1] Im Frühling 1912 habe ich noch drei solche Fälle beobachtet, weshalb Diagr. 1 vier verschiedene Blüten repräsentiert.

ten die inneren Petalen leicht abortieren, dass sie jedoch vor ihrem Verschwinden regelmässig in Staubblätter umgebildet werden. Bei *Sanguinaria* habe ich nie eine Blüte mit ganz abortiertem inneren Kronenkreis angetroffen; recht oft, und zwar besonders in etwas einfacher gebauten Blüten, begegnet uns aber ein Gegenstück der erwähnten Übergangserscheinung, insofern nämlich dass einer der Lappen, in die ein inneres Kronblatt gespalten worden ist, in angegebener Weise umgewandelt sein kann. Unten in Diagr. 22 ist also ein im Übrigen normal entwickeltes inneres Kronblatt etwas oberhalb seiner Mitte an einem Rande mit einer pollenführenden Anthere versehen (vergl. Fig. 23 a, S. 74, die einen Querschnitt dieses Blattes darstellt), und in Diagr. 17 ist das entsprechende Kronblatt an seinen beiden Rändern pollenproduzierend und ausserdem kaum länger als ein Staubblatt (siehe Fig. 23 b); ferner sind in Diagr. 13 zwei Petalen als Staubblätter ausgebildet, deren Filament jedoch doppelte Breite hat, und in Diagr. 10, 11, 14 und 15 ist ein ebenso orientiertes inneres Kronblatt in ein in jeder Hinsicht typisches Staubblatt umgewandelt. Da es in diesen sämtlichen Fällen seitliche Lappen der inneren Petalen gilt, könnte man vielleicht geneigt sein sich vorzustellen, dass die Umwandlungsprozedur sich in einer der hier angegebenen entgegengesetzten Richtung vollzogen, und dass die betreffenden Verhältnisse also für die soeben erwähnte Eventualität eine Stütze abgeben, dass die vier diagonal gestellten Petalen, obgleich sie auf der gleichen Höhe wie die zwei medianen stehen, doch in Petalen umgebildete Staubblätter wären. Dass es sich aber doch nicht so verhalten kann, geht daraus hervor, dass sich in anderen Fällen dieselbe Umbildung bei den medianen Partien der inneren Petalen konstatieren lässt. Also hat unten in Diagr. 16 das mediane Kronblatt nur halbe Länge und Breite, und zugleich ist es oberhalb der Mitte mit Pollenfächern an den Rändern versehen (siehe Fig. 23 c, S. 74); oben in demselben Diagramm ist die Umbildung weiter vorgeschritten, indem sich das betreffende Blatt von einem typischen Staubblatt nur durch ein breiteres Konnektiv und ein korollinisch gefärbtes, 2—3 Mal breiteres Filament unterscheidet (siehe Fig. 23 d). Ganz in derselben Weise verhält es sich unten in Diagr. 7, wo das weissgelbe Filament dreifache Breite und drei Gefässbündel besitzt, und in Diagr. 6, wo sich ein nahezu normales Staubblatt an dem Platz des medianen Kronblattlappens befindet. Da auch in den übrigen hier angeführten Fällen das Staubblatt auf gleicher Höhe wie die inneren Petalen steht, unterliegt es nicht dem geringsten Zweifel, dass es einen abortierten Kronblattlappen repräsentiert; es liesse sich deshalb vielleicht die Frage stellen, ob nicht die beispielsweise in Diagr. 2—5 herrschende Zweispaltung der inneren Petalen eigentlich als eine Dreispaltung mit ganz verschwundenem Mittellappen aufzufassen wäre.

Die Deckungsverhältnisse der Petalen betreffend mag ein Hinweis zu den Diagrammserien, Taf. 18 & 19, hinreichend sein. Doch verdient der Umstand, dass die Mittelpartien der inneren Kronblätter oft mit der einen oder beiden Kanten die äusseren decken, besonders erwähnt zu werden (siehe umstehende Fig. 22). Diese Erscheinung lässt sich jedoch als sekundär bezeichnen, indem sie offenbar dadurch hervorgerufen ist, dass die seitlichen Lappen der inneren Petalen die mittleren zwingen, bei ihrem Breitenwachstum von Anfang an eine solche Richtung einzuschlagen, dass ihre Ränder leicht schliesslich ausserhalb derjenigen der äusseren Kronblätter kommen.

Das Verhalten des inneren Kronenkreises bei *Sanguinaria* ist nicht nur durch die Abweichung, welche die Gattung hierin von den übrigen Papaveraceen aufzuweisen hat, von Interesse, sondern auch von einem anderen Gesichtspunkt aus. Obgleich es infolge des oben angeführten als zur Genüge erwiesen anzusehen ist, dass die fraglichen Blätter normal dreilappig sind, ist nie eine Blüte angetroffen, wo die Spaltung unvollkommen geblieben: entweder ist ein inneres Kronblatt vollkommen einfach wie unten in Diagr. 1, S. 68, oder auch in zwei oder mehrere ganz selbständige Blätter zerteilt[1] ganz wie die unmittelbar nach den Kronblättern folgenden paarweisen Staubblätter bei *Roemeria* entweder vollkommen verschmolzen oder auch ganz frei sind. Der Umstand, dass man in normalen Blüten der Familien *Cruciferae* und *Capparidaceae* nie die vier Petalen paarweise vereint findet, verbietet also keineswegs die Annahme, dass sie einen doublierten zweizähligen Quirl darstellen. Im Gegenteil liefert *Sanguinaria* eine wichtige, wenn auch

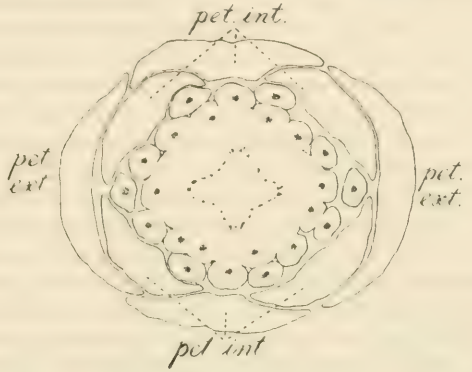


Fig. 22. — *Sanguinaria canadensis.* Querschnitt durch den Basalteil der durch Diagr. 7 repräsentierten Blüte. — *pet. ext.* äussere, *pet. int.* innere Kronblätter.

indirekte Stütze für diese Auffassung. Es ist bloss zu bemerken, dass bei *Sanguinaria*, wo die Blütenachse eine erhebliche Ausdehnung in transversaler Richtung besitzt, die Blätter des betreffenden Quirles öfter in drei als in zwei gespalten sind.

Androeceum.

(siehe die Diagrammserie, Taf. 18 & 19).

Das Androeceum von *Sanguinaria* scheint bisher nicht Gegenstand genauerer Untersuchung gewesen zu sein. Bei der typischen Form der Art besteht es aus 20—40 Staubblättern. Die Anordnung und Entwickelungsfolge derselben habe ich, ebenso wie bei *Chelidonium*, in der überwiegenden Anzahl von Fällen an mikrotomierten Blütenknospen

[1] Später habe ich tatsächlich eine Blüte angetroffen, wo zwei Lappen eines dreiteiligen inneren Kronblattes nur im oberen Drittel von einander getrennt waren.

untersucht. Dadurch gelangt man zu einer exakten Auffassung der Stellung der Staubblätter, und in den peripheren Teilen des Androeceums lässt sich auch ihre Entstehungsfolge ohne allzu grosse Schwierigkeit bestimmen; die Succession der inneren Staubblätter musste dagegen in zahlreichen Fällen unentschieden gelassen werden.

Die zuerst angelegten Staubblätter, die in geöffneten Blüten daran zu erkennen sind, dass sie die kürzesten Filamente haben, stehen, wie es sich erwarten liess, transversal, d. h. den äusseren Kronblättern opponiert. Während diese Staubblätter bei sämtlichen bisher behandelten Gattungen immer an jeder Seite zu zweien angetroffen worden sind — wenigstens in wohlentwickelten Blüten — kommt dies bei *Sanguinaria* verhältnismässig selten vor, wie in Diagr. 3, 9, 17, 21—23, 25, 30, 34. Öfters trifft man nämlich hier unmittelbar über den äusseren Petalen ein einzelnes Staubblatt an (so in Diagr. 1, 4, 7, 8, 10, 11, 13, 15, 19, 32, 36, 39), und noch öfter den Übergangszustand, dass auf das eine Kronblatt ein einzelnes Staubblatt, auf das andere dagegen zwei folgen (siehe Diagr. 2, 5, 6, 12, 16, 18, 20 26, 27, 31, 35, 37, 38). Dass letzterer Zustand dominierend ist, zeigt deutlich genug, dass, wenn zwei Staubblätter vorhanden sind, diese als Gegenstück des einzelnen und somit als paarweise zusammengehörend aufzufassen sind. Sie stehen übrigens bei der diesbezüglichen Gattung einander so stark genähert, dass hier nicht die Rede davon sein kann, sie in die Petaleninterstitien zu verlegen, ein Irrtum, in den, wie wir gesehen, Eichler und Benecke betreffs aller von ihnen untersuchten Papaveraceen verfallen sind; ihre paarweise Stellung innerhalb der äusseren Petalen ist im Gegenteil hier ganz evident. — Will man versuchen, das Androeceum von *Sanguinaria* in Kreise zu zerlegen, so muss folglich der äusserste transversal und zweizählig werden, und zum Unterschied von sämtlichen bisher behandelten Gattungen, interessant genug, in der überwiegenden Mehrzahl von Fällen entweder einfach oder nur an der einen Seite der Blüte doubliert sein. — Im Folgendem werden wir jedoch sehen, dass eine Zerlegung des Androeceums in distinkte Kreise nicht ausführbar ist, und schon betreffs des jetzt besprochenen äussersten begegnet man zuweilen Verhältnissen, die darauf hindeuten, dass er kaum als ein Androecealquirl in eigentlichem Sinne betrachtet werden kann. So ist in Diagr. 29 das obere der beiden paarigen vor den rechten Kronblatte stehenden Staubblätter später als das untere angelegt, ja, sogar später als die beiden medianen. In Diagr. 24 finden sich unmittelbar vor jedem äusseren Kronblatt drei Staubblätter, alle simultan angelegt. Dieselbe Zahl begegnet uns auch in Diagr. 14, 28 und 33, von diesen drei ist aber, wie aus der Nummerbezeichnung der Staubblätter ersichtlich, das eine nach den übrigen und zugleich nach einigen der medianen entstanden. Wir gehen jedoch zu den Staubblättern über, die unmittelbar über den inneren Kronblättern stehen.

Bei *Chelidonium* traf man in der Regel unmittelbar vor jedem inneren Kronblatt bloss einen Staubfaden, selten aber zwei. Bei *Sanguinaria*, wo die Blütenachse in transversaler Richtung gestreckt ist und die inneren Petalen in 2—4 gespalten sind, herrscht ein entgegengesetztes Verhältnis. Diagr. 27 gibt also das einzige Beispiel einzelner Staubblätter vor diesen Petalen ab; zwei solche finden sich dagegen in zahlreichen Blüten vor (Diagr. 1—5, 7, 8, 11, 13, 15, 16, 20, 21, 36). In einigen Fällen (Diagr. 9, 18, 22, 26) trifft man vor dem einen Petalum nur ein Staubblatt, vor dem anderen zwei. Wenn zwei

vorhanden sind, stehen sie immer, wie es die Diagrammserie zeigt, einander so nahe, dass ihre paarweise Anordnung über den inneren Petalen unzweifelhaft wird. Die betreffenden Staubblätter mögen nun paarig oder ungepaart sein, sie folgen doch in der Regel unmittelbar nach den vorher behandelten, und sollte ein zweiter Androecealkreis unterschieden werden, müsste dieser folglich median und zweizählig sein, wenn auch in der Mehrzahl der Fälle doubliert. Wie wenig ausgeprägt aber dieser Kreis tatsächlich ist, geht daraus hervor, dass die Blüten, wo er hinsichtlich Gruppierung und Entstehungsfolge der Staubblätter distinkt hervortritt, nur etwa 45 % des untersuchten Materiales repräsentieren. Der Rest desselben hat eine Menge Abweichungen aufzuweisen, von denen einige anzuführen sind. Ich weise dabei zuerst auf zwei Fälle hin, wo zwar die Orientierung der fraglichen Staubblätter normal ist, ihre Entwicklungsfolge aber Abweichungen darbietet. So folgen in Diagr. 4 die beiden medianen Staubblattpaare nicht direkt auf die beiden transversalen Einzelstaubblätter, sondern auch das rechts unten befindliche Staubblatt, das in der Figur mit 2 bezeichnet ist, geht ihnen voran, und in Diagr. 36 ist, wie es die Nummerbezeichnung angibt, eine solche Reihenfolge im Androeceum herrschend, dass dem medianen Kreis zwei transversale vorangehen sollten, was ja bei Annahme von Kreisen im gewöhnlichen Sinn ungereimt erscheinen muss. Andere Fälle, die besonderer Erwähnung wert sind, sind folgende. In Diagr. 17, 24, 28 und 33 trifft man über jedem inneren Kronblatt nicht zwei sondern drei Staubblätter, alle gleich alt. In Diagr. 10, 14, 32 und 34 ist dies der Fall nur an einer Seite der Blüte, entweder oben oder unten. In Diagr. 6 finden sich oben gleichfalls drei Staubblätter, von diesen ist aber das linke von späterer Herkunft als die übrigen; ebenso verhält es sich unten in Diagr. 12, wo jedoch das Staubblatt rechts im Gegenteil vor den anderen und gleichzeitig mit den ersten transversalen entstanden ist. In Diagr. 31, wo es unten auch drei Staubblätter gibt, ist das rechte vor, das linke nach dem mittleren angelegt. Schliesslich repräsentiert jedes der Diagr. 19, 23, 25, 29, 37, 38 und 39 einen Fall für sich, bezüglich welcher es doch mit einem Hinweis zur Nummerbezeichnung der Staubblätter ausreichen mag.

Einen dritten Androecealquirl zu unterscheiden würde nur in wenigen Fällen möglich sein, nämlich in gewissen Blüten mit verhältnismässig geringer Staubblattzahl, wie in Diagr. 1, 7, 8, 10, 13 und 15. Er würde hier aus vier paarweise über den äusseren Petalen stehenden Staubblättern bestehen und folglich transversal sein. — Legt man allein auf die Gruppierung der Staubblätter Gewicht, so zeigt sich diese in einer ziemlich grossen Anzahl Fällen auch weiter gegen das Zentrum der Blüte hinein recht regelmässig, wenn man aber — was das Richtige ist — daneben auch die Entstehungsfolge in Betracht zieht, so zeigt es sich tatsächlich ganz undurchführbar die verschiedenen Staubblätter in Quirle zu ordnen. Dass die Gruppierung oft mehr oder weniger regelmässig ist, erklärt sich ja leicht daraus, dass die zuerst entstandenen Androecealglieder gewöhnlich bestimmte Plätze einnehmen, und dass die folgenden unter allen Umständen, also selbst wenn ihre Succession unregelmässig ist, vorzugsweise da entstehen, wo es die räumlichen Verhältnisse am besten gestatten. Dass die Topographie des Androeceums jedenfalls gar zu unbeständig ist, um die Annahme einer Mehrzahl distinkter Kreise zu erlauben, erhellt schon daraus, dass es unter 39 genauer untersuchten Blüten, selbst wenn man von der

Entstehungsfolge der Staubblätter absieht, nicht zwei gibt, die vollkommen mit einander übereinstimmen.

Die jetzt resumierte Untersuchung scheint mir deutlich darzutun, dass bei *Sanguinaria* das Androeceum in derselben Weise wie bei *Chelidonium* zu deuten ist, d. h. als bestehend aus zwei transversalen und zwei medianen Staubblattgruppen, von denen jede eine primitive, in eine wechselnde Anzahl von Staubblättern aufgelöste Anlage repräsentiert. Die unerhört grosse Variation im Bau des Androeceums wird hier gleichwie bei jener Gattung dadurch hervorgerufen, dass die Verzweigung der Anlagen in verschiedener Weise geschieht, so dass z. B. in den transversalen Primordien bald zwei, bald nur ein einzelnes Initialstaubblatt abgesondert wird, und dies zwar oft in ein und derselben Blüte. Ein Verhältnis allein ist als vollkommen konstant zu bezeichnen, nämlich dass die Initialstaubblätter der transversalen Anlagen früher, oder doch nie später als die der medianen angelegt werden.[1]

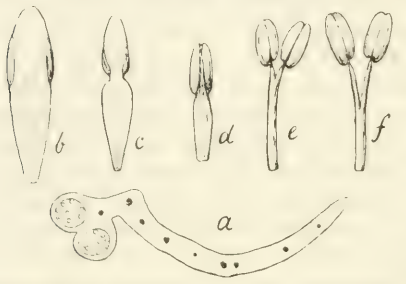


Fig. 23. — *Sanguinaria canadensis*. — a, Querschnitt eines am einen Rande mit Anthere versehenen Kronblattes. — b, c, d, innere Kronblätter die im Begriff sind, sich in Staubblätter umzuwandeln. — e, f, je zwei mit einander vereinte Staubblätter.

Nicht selten kommt es vor, dass zwei derselben Gruppe angehörende Staubblätter mehr oder weniger weit hinauf mit einander verwachsen angetroffen werden. Oben in Diagr. 16 sind also zwei Staubblätter, das eine innerhalb des anderen stehend, fast in der ganzen Länge der Filamente mit einander vereint (siehe Fig. 23 e), und in jedem der Diagr. 7, 11, und 31 sind zwei auf verschiedener, bzw. ungefähr gleicher Höhe stehende Androecealglieder zur Mitte der Filamente hinauf vereint (siehe Fig. 23 f). Während die Verzweigung innerhalb der primitiven Anlagen in der Regel so früh eintritt, dass die Staubblätter von Anfang an ganz getrennt hervortreten, ist sie in den betreffenden Fällen so spät angefangen, dass der Spaltungsprozess nicht zum Abschluss gelangt. An Schnittserien durch die Blütenachse lässt sich ausserdem nicht selten ein Mittelstadium beobachten, wo zwei zu derselben Gruppe gehörende Staubblätter zwar bis zum Grunde frei sind, unmittelbar unter dem Insertionspunkte aber ein gemeinsames Gefässbündel besitzen. Um ein Paar Beispiele anzuführen, mag auf Diagr. 36 und 39 hingewiesen werden, wo das mit b bezeichnete Staubblatt deutlich als ein Zweig von a hervortritt.

Äusserst selten treten dagegen Staubblätter, die verschiedenen Gruppen angehören, vereint auf. Das einzige beobachtete Beispiel hierfür zeigt Diagr. 27, wo links oben zwei solche ein gemeinsames Filament besitzen. Es ist jedoch zu bemerken, dass diese Staubblätter den inneren Androecealgliedern angehören, und der Befund ist deshalb höchst wahrscheinlich in derselben Weise zu erklären wie die bei der Mehrzahl der vorigen Gattungen konstatierte Erscheinung, dass in den inneren Partien des Androeceums Staubblätter

[1] Diagr. 12 und 31 (rechts unten in beiden Diagrammen) geben die einzigen Beispiele ab, wo ein Initialstaubblatt einer medianen Anlage zur gleichen Zeit mit einem einer transversalen entstanden ist.

mitten vor den Kronblattinterstitien entstehen können, d. h. dadurch dass die Flanken der Primordien, die sich an der Peripherie scharf gesondert halten, weiter hinein mit einander zusammenfliessen können. — Beispiele dafür, dass Staubblätter mitten vor oder doch nahezu mitten vor den Kronblattintervallen zur Entwickelung gelangt sind, liefern die Diagr. 6, 9, 12, 13, 17, 19, 30, 34, 35 und 37.[1] In diesen sämtlichen Fällen gilt es inneren Androecealgliedern, und in keinem treten solche vor allen vier Zwischenräumen auf; in einem Falle (Diagr. 12) steht je ein Staubblatt vor dreien von ihnen, sonst nur vor einem oder zwei. Die fragliche Erscheinung ist deshalb unzweifelhaft auf die oben angedeutete Ursache zurückzuführen, und sie steht folglich in keinem Widerstreit mit der hier gegebenen Deutung des Baues des Androeceums.

Gynaeceum.

Für die vorliegende Untersuchung, bietet das Gynaeceum nur insofern Interesse, dass seine Karpiden, unabhängig von der Anzahl und Gruppierung der Staubblätter konstant transversale Stellung einnehmen. Nebenbei mag jedoch noch erwähnt werden, dass die Narbe in zwei über die Karpiden fallende Lappen geteilt ist, und dass sich die schotenähnliche, etwas aufgeblähte Kapsel mittelst zweier von den Plazenten abfallenden Klappen öffnet.

Der Blütenbau von *Sanguinaria* lässt sich durch folgende Formel angeben:

$$S\,2,\ C\,2+2^{l},\ A\,2^{m}+2^{m+n},\ G\,2.$$

In dieser Formel hat l sehr selten (unten in Diagr. 1, S. 68) den Wert 1; öfter hat es den Wert 2 oder 4, in der weit überwiegenden Mehrzahl der Fälle ist es = 3. Auch n entspricht einer Zahl, die zwischen 1 und 4 schwankt. Zwei mediane Kreise, nämlich der innere Kronblattkreis und der innere Androecealkreis, sind also bei *Sanguinaria* infolge Doublierung reicher entwickelt als die zunächst vorhergehenden transversalen Kreise. Hierdurch weicht diese Gattung scharf von allen anderen Papaveraceen ab und nähert sich zugleich dem Cruciferentypus. Nimmt man den Fall, wo die inneren Petalen in je zwei geteilt sind, und stellt man sich zugleich das Androeceum auf die Initialstaubblätter der Primordien reduziert vor, was ja, wie wir es gesehen, bei schwach entwickelten Individuen annueller Papaveraceen äusserst oft eintrifft), so müsste, da bei *Sanguinaria* die äusseren Staubblattprimordien gewöhnlich nur ein einzelnes Initialglied an jeder Seite der Blüte entwickeln, die inneren dagegen zwei, tatsächlich eine solche Blüte in allem Wesentlichen mit dem Cruciferen-Schema übereinstimmen; der einzige Unterschied würde nämlich darin bestehen, dass der transversale Perianthquirl, wo indessen ebenso wie bei den *Cruciferæ* sackförmige Ausbuchtungen an den Blattbasen vorhanden sind, bei *Sanguinaria* korollinischer Natur ist, während er bei den Cruciferen den Charakter eines inneren (doch nicht selten gefärbten) Kelchkreises hat.

[1] Die betreffenden Staubblätter sind mit einem Punkt in der Mitte bezeichnet.

Macleaya R. Br.

Die Gattung besteht aus zwei ostasiatischen Arten, *M. microcarpa* (Maxim.) Fedde und *M. cordata* (Willd.) R. Br.

Die kleinen aber sehr zahlreichen Blüten sind bei beiden Spezies zu einer botrytisch verzweigten, stark zusammengesetzten Infloreszenz gesammelt, deren Partialinfloreszenzen aus kleinen Trauben bestehen; diese sind jedoch stets mit einer Endblüte versehen, die den unter ihr stehenden Seitenblüten in der Entwickelung voranschreitet.

Die beiden Kelchblätter, die beim Öffnen der Blüte abfallen und die bei *M. microcarpa* bleich graubraun, bei *M. cordata* hingegen weisslich (rahmfarbig) sind, stehen in der Endblüte annähernd mit den obersten Stützblättern gekreuzt, deren Divergenz wenig geringer als $^1/_2$ ist; in den Seitenblüten, denen zwei transversale Vorblätter vorangehen, stehen die Kelchblätter median, und in der Mehrzahl der Fälle deckt das vordere mit seinen beiden Kanten das hintere. Hiervon abweichende Deckungsverhältnisse sind in den Diagrammserien (siehe Taf. 20), wo auch der Kelch eingezeichnet ist, angegeben worden.

Die beiden Karpiden alternieren immer mit dem Kelch, und in den Seitenblüten nehmen sie folglich transversale Stellung ein. Das Pistill hat einen fast unmerklichen Griffel und zwei kurze und stumpfe, durch eine Furche getrennte Narbenlappen. Das Ovar hat, was recht interessant ist, an seinem Boden ein von den Plazenten ausgehendes spongiöses Dissipiment aufzuweisen (in Diagr. 3 und 4 von *M. microcarpa*, sowie in Diagr. 1 von *M. cordata*, bei welcher Art es sehr niedrig ist, angedeutet), ist aber sonst einfächerig; bei *M. microcarpa* enthält es nur eine einzige, fast basale Samenanlage, bei *M. cordata* besitzt dagegen jede Plazenta derer 2—3 über einander. Die Frucht, die stark von den Seiten zusammengedrückt und bei *M. microcarpa* fast kreisrund, bei *M. cordata* hingegen umgekehrt ei-lanzettlich ist, fällt bei ersterer Spezies ungeöffnet ab, kann sich aber bei der letzteren mit zwei sich von den Plazenten ablösenden Klappen öffnen (Delpino, 1894).

Krone und Androeceum

erheischen einer eingehenden Untersuchung, und beide lassen sich am besten in einem Zusammenhang behandeln. Ich habe jedoch zuerst die Ansichten wiederzugeben, zu denen frühere Forscher gelangt.

Payer (*1857*, 218—219, Pl. 48) äussert folgendes: »Le genre *Macleya* est apétale . . . L'androcée du *Macleya cordata* comprend, le plus souvent, quatre verticilles de six étamines chacun; les étamines du premier verticille apparaissent en deux fois: deux alternes avec les sépales d'abord, et ensuite les quatre autres superposées par paire à ces sépales. Les étamines du deuxième verticille qui naissent ensuite, sont alternes avec les premières; c'est-à-dire qu'il y en a une devant chaque sépale et deux paires alternes. Les étamines du troisième verticille sont superposées aux étamines du premier, et les étamines du quatrième sont superposées aux étamines du deuxième.»

Eichler (*1878*, 189, Fig. 79 F) sagt von *M. cordata*: »Die Krone ist unterdrückt»; über das Androeceum liefert er keine genauere Angaben.

BENECKE, der gleichfalls *M. cordata* untersuchte, spricht sich in seiner früheren Arbeit (*1880*, 8) folgendermassen aus: »Die Angabe von PAYER, dass die Stamina in 6-gliedrigen alternirenden Wirteln stehen, wurde durchaus nicht bestätigt gefunden. Richtig ist nur, dass zunächst zwei Staubgefässe mit den Kelchblättern alternirend auftreten. Darauf aber entsteht vor den Kelchblättern nicht je ein Paar, sondern nur je ein einzelnes. Mit diesen zwei 2-gliedrigen Kreisen alternirt alsdann ein dritter 4-zähliger, und an diesen schliessen sich vier bis fünf 4-zählige alternirende Kreise an, von denen in der Regel beim ersten, also beim vierten Staubblattkreis, meist auch beim siebenten Verdopplung angetroffen wurde. Die ersten Staubblätter sind bei ihrer Entstehung breiter, als die übrigen, so dass es mir zuerst wahrscheinlich war, dass diese Anlagen rudimentäre Kronblätter seien, aber die Weiterentwicklung war dieser Annahme nicht günstig.» — In der späteren Arbeit BENECKE's (*1882*, 375) heisst es jedoch: »Ich halte die Krone für nicht unterdrückt, sondern bin der Ansicht, dass die vier Petalen sich in Staubblätter umgewandelt haben.» In Übereinstimmung hiermit wird folgende Diagrammformel geliefert: S 2, C (= A) 2 + 2, A 4 + 4^2 + . . ., G (2). Wie ersichtlich, ist BENECKE zu der Auffassung gelangt, dass die Apetalie bei *M. cordata* nicht, wie EICHLER meinte, auf Abort der Kronblätter beruht, sondern darauf, dass sie in Staubblätter umgewandelt sind, und für die Wahrscheinlichkeit hiervon haben sich auch ČELAKOVSKÝ (*1895*, 53, 56) und FEDDE (*1909*, 24) ausgesprochen.

Zur Stützung seiner Ansicht beruft sich BENECKE auf den Umstand, dass die vier ersten Staubblätter bei ihrem Entstehen breiter als die übrigen sein sollten. Dies ist aber nur insofern richtig, dass in einem gewissen Entwicklungsmoment die äusseren Staubblätter einer Blüte kräftiger als die inneren sind; in einem späteren Stadium zeigen nämlich diese letzteren dieselben Dimensionen, die jene früher besassen, und Formdifferenzen zwischen verschiedenen Androecealgliedern sind auch nicht, weder bei der Anlage noch später, aufzuweisen. Eine wirkliche Stütze für die erwähnte Auffassung ist bisher nicht vorgebracht worden. Da es jedoch für eine richtige Deutung der *Macleaya*-Blüte augenscheinlich von grösster Wichtigkeit ist, über die betreffende Frage Klarheit zu gewinnen, die übrigens auch von anderem Gesichtspunkt von grossem Interesse ist, so werden wir uns vor der Hand mit dem Beantworten derselben zu beschäftigen haben.

Wenngleich nur nebenbei, ist doch von vorn herein zu bemerken, dass sich in der Literatur Angaben darüber finden, dass *M. cordata* mit entwickelten Kronblättern angetroffen worden sei (MOQUIN-TANDON *1842*, 325; PENZIG *1890*, I, 226; FEDDE *1909*, 42). Falls diese Angaben richtig wären, und die beobachteten Kronblätter wirklich einem der vier äussersten Staubblätter der normalen Blüte entsprächen, so wäre offenbar schon hiermit ein hinreichender Beweis für die Richtigkeit der Auffassung BENECKE's vorhanden. Eine Prüfung der Angaben ergibt jedoch, dass sie von einer aus dem Gedächtnis niedergeschriebenen Notiz ADANSON's herrühren, der in seinen »Familles des Plantes» (*1763*, 112) folgendes anführt: »Le *Bocconia* qui n'a comunément point de Corole au Jardin du Roi, en porte lorsk'il est très-vigoureux, & à grandes feuilles, come je l'ai observé, il y a quelkes anées, dans les Serres de M. le Duc d'Ayen». Dass die beobachteten Kronblätter mit den äussersten Staubblättern einer normalen Blüte identisch gewesen seien, wird nicht angegeben, und übrigens gilt die Angabe nicht *M. cordata*, die damals noch unbekannt

war, sondern *Bocconia frutescens* L. Obgleich nun die Gattungen *Macleaya* und *Bocconia* in allem Wesentlichen denselben Blütenbau besitzen, halte ich die letzterwähnte Tatsache für nicht unwichtig, weil ich nämlich gerade bei *B. frutescens* in zwei Blüten eins der beiden äusseren Staubblätter mehr oder weniger vollständig in ein Perigonblatt umgewandelt gefunden, aber, was wohl zu beachten ist, nicht in ein Kronblatt sondern in ein Kelchblatt (siehe hierüber ausführlicher unter *Bocconia*, S. 84, Taf. 21, Diagr. 25 und 35). Ich halte es nicht für unmöglich, dass dasselbe bei der von ADANSON erwähnten Pflanze der Fall gewesen sein kann. Jedenfalls kann seine Angabe offenbar nicht als Stütze der Ansicht dienen, dass die Apetalie der beiden betreffenden Gattungen durch Umbildung der Kronblätter in Staubblätter bedingt sei.[1]

Aus anderen Umständen ergibt sich aber ein deutlicher Beweis für die Richtigkeit der Auffassung BENECKE's.

Erstens ist zu bemerken, dass die beiden äussersten Staubblätter, d. h. die mit den Kelchblättern alternierenden, auffallend weit unten inseriert sind, ungefähr in der Höhenlage, die sonst die äusseren Petalen im Verhältnis zu den einwärts befindlichen Androecealgliedern einzunehmen pflegen (siehe z. B. Fig. 10, Taf. 2, die einen Mikrotomschnitt der *M. microcarpa* mit den beiden betreffenden Staubblättern durchschnitten darstellt). Dasselbe Verhalten, wenn auch etwas weniger ausgeprägt, zeigen die beiden darauf folgenden, den Kelchblättern opponierten Staubblätter. In bezug auf die Insertionshöhe verhalten sich also die vier betreffenden Staubblätter genau wie zwei Kronblattkreise.

Bei einer Prüfung der *M. microcarpa* vertretenden Diagrammserie findet man weiter, dass in den 61 untersuchten Blüten, mit Ausnahme des Diagr. 4 (worüber unten Weiteres), das Androeceum konstant mit zwei 2-zähligen, nicht doublierten Wirteln anfängt. Abgesehen von der ebenfalls »apetalen» *Bocconia* findet man bei keiner der zur Unterfamilie *Papaveroideae* gehörenden Gattungen etwas Entsprechendes. In Diagr. 10 der Hungerserie von *Eschscholtzia tenuifolia* findet man zwar die Glieder der beiden äusseren Staubblattquirle ungepaart, dies ist aber, wie bereits besprochen, als eine weit getriebene Reduktionserscheinung aufzufassen und direkt durch die exzeptionellen äusseren Verhältnisse hervorgerufen, unter denen sich die betreffende Blüte entwickelte; und was das Diagr. 6 von *Chelidonium majus* betrifft, wo das Androeceum ebenfalls mit 2 + 2 ungeteilten Staubblättern anfängt, so ist zu beachten, dass die beiden medianen von den medianen Staubblättern bei *Macleaya* dadurch abweichen, dass sie nicht wie bei dieser einen distinkten Kreis bilden: aus ihrer Nummerbezeichnung in dem erwähnten Diagramm geht im Gegenteil hervor, dass sie gleichzeitig mit den vier anderen angelegt sind. Tatsächlich ist es für die Unterfamilie *Papaveroideae* sehr charakteristisch, dass die Initialglieder der Androecealkreise doubliert auftreten,[2] und dass, wenn sie doch zuweilen ungepaart zu finden sind, dieses entweder allein mit denen der transversalen Primordien (*Sanguinaria*)

[1] Sie hätte einen Beweis gegen eine solche Auffassung abgeben können, falls seine Petalen einen selbständigen, zwischen Kelch und Androeceum eingeschobenen Kreis gebildet hätten. Dies ist jedoch höchst unwahrscheinlich, da ein solcher Kreis irgendeine Spur in der in gewöhnlicher Weise ausgestatteten Blüte hätte hinterlassen müssen, z. B. in Form von Rudimenten oder im Verhalten der Gefässbündel innerhalb der Blütenachse. Weder bei *Bocconia* noch bei *Macleaya* habe ich jemals die geringste Andeutung in dieser Richtung gefunden.

[2] Das oft abweichende Verhalten von *Meconella oregana* (siehe weiter unten) kommt hierbei wenig in Betracht, weil diese Pflanze stets nur einen einzigen Androecealkreis besitzt.

oder der medianen (*Chelidonium*) der Fall ist, oder auch dass die Erscheinung direkt durch äussere ungünstige Verhältnisse hervorgerufen ist (*Eschscholtzia*, etc.); bei mehreren Gattungen, wie *Papaver* und *Roemeria*, haben wir übrigens gesehen, wie selbst in äusserst stark reduzierten Blüten wenigstens die Anfangsglieder der transversalen Primordien mit der grössten Hartnäckigkeit doubliert auftreten. Wollte man also die vier äussersten Staubblätter von *Macleaya* und *Bocconia* als wirkliche Androeceal glieder deuten, müssten folglich diese beiden Gattungen in ihrem Blütenschema recht wesentlich von allen ihren Verwandten abweichen. Fasst man dagegen die betreffenden Blattorgane als in Staubblätter umgebildete Petalen auf, so erklärt sich daraus nicht nur ihre verhältnismässig niedrige Insertion sondern auch ihre Unpaarigkeit.

Dass die vier äussersten Staubblätter von *Macleaya* mit den beiden Kronblattkreisen der übrigen Papaveraceen identisch sind, wird vollends dadurch bekräftigt, dass es sich bei gewissen *Papaver*-Arten, bei *Glaucium corniculatum* und besonders bei *Roemeria* gezeigt hat, dass bei mageren Individuen mit kleinen, stark vereinfachten Blüten die Petalen regelmässig metamorphosiert werden und schliesslich als in jeder Hinsicht typisch entwickelte Staubblätter vorzufinden sind (siehe Figg. 11, 15, S. 37, 48). Die dort direkt durch äussere Ursachen hervorgerufene und deshalb zufällige Erscheinung ist bei der kleinblütigen Gattung *Macleaya* ganz konstant geworden.

Da nun ferner das eigentliche Androeceum, wie wir gleich sehen werden, ganz nach demselben Plan wie bei anderen Vertretern der Unterfamilie *Papaveroideae* aufgebaut ist, glaube ich hinreichende Gründe für die Auffassung vorgebracht zu haben, dass die Apetalie bei *Macleaya* nicht auf Abort der Kronblätter beruht, sondern darauf, dass sie konstant als typische männliche Sexualblätter entwickelt sind.

Wir gehen jetzt zu dem eigentlichen Androeceum über, um es in erster Linie bei *M. microcarpa* zu untersuchen, wo sein Bau verhältnismässig einfach ist. Bei dieser Spezies hält sich nämlich die Zahl der wirklichen Staubblätter zwischen 4 und 12. Das benutzte Untersuchungsmaterial besteht aus 61 mikrotomierten Blütenknospen. — Die zuerst hervortretenden eigentlichen Staubblätter sind die in den Diagrammen (Taf. 20) mit »1» bezeichneten. Überall, mit Ausnahme der dreizähligen, durch Diagr. 23 veranschaulichten Blüte, sind sie vier an Zahl. Was ihre Anordnung betrifft, so bilden sie in Blüten mit so verhältnismässig reich entwickeltem Androeceum wie in Diagr. 1 ein diagonales Kreuz (siehe auch Fig. 11, Taf. 2) und scheinen also mit den Kronblättern zu alternieren — so wollen wir künftighin die vier ortogonal stehenden staubblattähnlichen Blattorgane bezeichnen. In Blüten mit dem durch Diagr. 6 illustrierten Bau ist jedoch das diagonale Kreuz öfters schräg, indem seine Glieder, wenngleich nur ganz wenig, gegen die transversalen Kronblätter hin verschoben sind; dasselbe kann zuweilen eintreffen, wenn der Bau so vereinfacht ist wie in Diagr. 29 und 30, gewöhnlich findet man aber in solchen Blüten die betreffenden Androeceal glieder wieder mehr oder weniger exakt in den Kronblattinterstitien stehend (siehe Diagr. 28, das 20 verschiedene Blüten vertritt). Die Alternation mit den Kronblättern ist jedoch nur scheinbar. Selbst wo sie auf Schnitten durch die Basalpartie des Androeceums unzweideutig erscheint (wie in Fig. 12, Taf. 2), findet man nämlich recht oft, dass weiter hinab in der Blütenachse die Gefässbündel der

betreffenden Staubblätter je zu zweien von den Blattspursträngen der seitlichen Petalen ausgehen. So stehen beispielsweise in Fig. 13, Taf. 2, die Gefässbündel der vier Staubblätter exakt in den Kronblattinterstitien, aus Fig. 14 ist aber deutlich genug ersichtlich, dass sie sich zu je zweien mit den transversalen Kronblattbündeln vereinen. Tatsächlich müssen deshalb die vier ältesten Staubblätter (1), ebenso wie bei den früher behandelten Gattungen, als den äusseren Petalen paarweise entgegengesetzt aufgefasst werden, und wenn die beiden Glieder jedes Paares so weit von einander abgerückt sind, dass Alternation mit den Petalen einzutreten scheint, so lässt sich dies leicht entweder dadurch erklären, dass zwei neue Staubblätter zwischen ihnen entstanden sind, wie in Diagr. 1, oder dadurch dass Überfluss an Raum sie zu starker Divergenz veranlasst hat, wie in Diagr. 28. — Nebenbei ist hier zu bemerken, dass in der dreizähligen Blüte des Diagr. 23 das eine Glied in den über den äusseren Petalen stehenden Staminalpaaren abortiert ist; in dieser Blüte ist also die Zahl der wirklichen Staubblätter bis auf drei herabgesunken.

Auf die soeben behandelten Staubblätter folgen nach einen sehr kurzen Zeitintervall die in der Diagrammserie mit »2» bezeichneten. In reicher entwickelten Blüten sind auch diese Staubblätter vier an Zahl, und ihre Anordnung ist dann stets die in Diagr. 1—8 angegebene (siehe auch Mikrotomschnitt, Fig. 11, Taf. 2). Die Staubblätter »2» sind also immer zu zweien einander so stark genähert, dass ihre paarweise Stellung über den inneren Petalen ganz unstreitig wird. Oft ist jedoch ihre Anzahl reduziert, wobei die übrig gebliebenen immer eine solche Stellung einnehmen, dass die Reduktion durch Unterdrückung des einen Gliedes in dem einen oder in beiden Paaren eingetreten sein muss (siehe Diagr. 9—16,) und noch öfter kommt es vor, dass die betreffenden Staubblätter ganz fehlen (siehe Diagr. 26—30, welche zusammen 28 verschiedene Blüten repräsentieren), ein Verhalten, was uns ja schon bei der Mehrzahl der übrigen Gattungen begegnet, wenn durch zufällige Einflüsse im Blütenbau ungefähr die Stufe der Vereinfachung erreicht worden ist, die für die hier besprochene Art normal ist.

Ausser den Staubblättern »1» und »2», die also zwei dimere, mit der Krone alternierende und stets doublierte Kreise bilden, treten jedoch meist noch andere Androecealglieder in geringer Anzahl hinzu. Aus der Diagrammserie, wo sie mit »3» bezeichnet sind, ist ersichtlich, dass sie, ein oder zwei an Zahl, zwischen den paarweise zusammengehörenden Gliedern des Androecealkreises 1 eingeschoben sind und somit immer transversal stehen. Infolgedessen könnte man sich wohl versucht fühlen, sie als einen dritten Staminalquirl anzusehen, der bald, gleichwie die beiden äusseren, doubliert (so in Diagr. 1 und rechts in Diagr. 2, 3, 5, 8, 9), bald hingegen einfach (so links in den letzteren Diagrammen sowie beiderseits in Diagr. 4, 6, 7, 10—12) sei. Dass jedoch die betreffenden Staubblätter nicht mit Recht als Vertreter eines selbständigen Quirles aufgefasst werden können, geht nicht nur daraus hervor, dass sie oft genug gleichzeitig mit dem Quirl 2 angelegt werden, sondern besonders auch daraus, dass man an Schnittserien sehr oft konstatieren kann, dass ihre Gefässbündel Auszweigungen der in die Staubblätter »1» eintretenden sind. So ist in Diagr. 19 und 20 das den Stamina *b* angehörende Bündel deutlich als Zweig des zu *a* gehörenden zu erkennen, und in Diagr. 21 vollzieht sich diese Verzweigung so hoch oben, dass man die Staubblätter *a* und *b* hier als an der Basis vereint auffassen kann.

Ebenso sind in Diagr. 8 die Staubblätter *b* und *b'* in bezug auf den Bündelverlauf deutliche Abzweigungen von bzw. *a* und *a'*. Die Staubblätter »3» müssen also tatsächlich als Ergebnis einer fortgesetzten Verzweigung der transversalen Primordien betrachtet werden, deren Initialglieder in den Staubblättern »1» zu erblicken sind. Ganz wie bei den übrigen dimeren Papaveroideen besteht somit das Androeceum bei *M. microcarpa* aus 2 + 2 in eine wechselnde Zahl von Gliedern aufgelösten primitiven Anlagen, von denen die transversalen wie gewöhnlich kräftiger und deshalb meist reicher als die inneren verzweigt sind.

Bei *Macleaya cordata* ist das Androeceum bedeutend mehr kompliziert. In den 37 Blüten, deren Bau ich an Mikrotommaterial untersuchte, steigt also die Zahl der wirklichen Staubblätter auf 17—45. Nach Payer sollte das Androeceum, wie früher erwähnt, aus 6-zähligen, mit einander alternierenden Kreisen bestehen, nach Benecke dagegen aus 4-zähligen. In der Mehrzahl der Blüten ist es nun sehr schwer oder geradezu unmöglich, mit Sicherheit die Anordnung und Entstehungsfolge der Staubblätter auszufinden, und zwar nicht nur weil sie in sehr kurzen Zeitintervallen und auf wenig ungleicher Insertionshöhe entstehen, sondern vor Allem weil sie auf verschiedenen Stufen ihrer Entwicklung ausserordentlich oft Spaltungen in verschiedenen Richtungen ausgesetzt sind, so dass die ursprüngliche Anordnung gestört oder ganz verwischt wird. Beispiele hiervon liegen teils in dem mittelst Zeichenkamera angefertigten Diagr. 4, teils in Fig. 15, Taf. 2, vor.[1] In einigen einfacheren Fällen hat sich jedoch volle Klarheit in bezug auf Bau und Entwicklung des Androeceums erzielen lassen, und es hat sich dabei ergeben, dass genaue Übereinstimmung mit der Mehrzahl der übrigen Papaveraceen, z. B. *Chelidonium*, *Eschscholtzia*, u. s. w., vorliegt. Aus der Nummerbezeichnung der Staubblätter in den mittelst Kamera gezeichneten Diagr. 1 & 2 (Taf. 20) geht also hervor, dass die Quirle, wenn man mit Payer und Benecke das Androeceum in eine Mehrzahl solcher zerlegen will, weder 6- noch 4-zählig sind, sondern 2-zählig, und dass auf zwei doublierte Quirle, gleichwie bei den soeben erwähnten Gattungen, zwei einfache folgen, auf diese dann wieder zwei doublierte u. s. w. Der äussere Quirl (»1») macht zwar zunächst den Eindruck von Vierzähligkeit, indem seine Glieder ein diagonales Kreuz bilden, da aber eine solche Stellung, wie wir gesehen, sowohl oft bei der Schwester-Spezies *M. microcarpa*, als auch anderswo, wo diese Staubblätter nachweisbar paarweise mit den äusseren Petalen zusammengehören, vorkommt, so unterliegt es nicht dem geringsten Zweifel, dass sie auch hier einen 2-zähligen doublierten Quirl repräsentieren; dass die Glieder jedes Paares weit von einander abgerückt sind, erklärt sich leicht daraus, dass Staubblätter in beträchtlicher Zahl stets zwischen ihnen eingeschoben sind. — Gleichwie bei allen früher behandelten Gattungen lässt sich also das Androeceum auch bei *M. cordata* naturgemäss in 2 + 2 mit den Kronwirteln alternierende Gruppen zerlegen, deren Initialglieder die Staubblätter »1», bzw. »2» ausmachen. Dass der Reichtum an sonstigen Gliedern innerhalb dieser Gruppen von Spaltungen und nicht vom Hinzutreten neuer selbstständiger Quirle abhängig ist, ergibt sich bei der betreffenden Art vielleicht deutlicher als bei irgend einer anderen Papaveracee. Unter den 37 genauer untersuchten Blüten haben also nicht weniger als 26 dafür

[1] Diagramme der zahlreichen anderen Blüten zu liefern, wo sich der Bau des Androeceums nicht ermitteln liess, habe ich als unnütz betrachtet.

Beispiele geliefert, dass Staubblätter, die derselben Gruppe angehören, mehr oder weniger weit hinauf mit einander vereint sein können. Besonders in den meist polyandrischen Blüten ist die betreffende Erscheinung fast konstant, und sehr oft tritt sie an mehreren Stellen in einer Blüte auf. Fig. 16, Taf. 2, die einer durch die obere Hälfte der Filamente geschnittenen Blüte angehört, zeigt also sechs einander nahe stehende Staubblätter noch auf dieser Höhe zu je zweien mit einander vereint, und in Fig. 15, Taf. 2, trifft man derartig vereinigte Staubblätter an nicht weniger als 5 verschiedenen Stellen an; Fig. 17, Taf. 2, zeigt ferner, wie drei ein und derselben Gruppe angehörende Androecealglieder unten ein gemeinsames Filament haben können. Da auch noch hinzu kommt, dass die mit einander vereinigten Staubblätter bei weitem nicht immer kollateral liegen, wie z. B. rechts in Diagr. 1 und links in Diagr. 2, sondern sehr oft ganz andere Lagen einnehmen, wie links in Diagr. 3 sowie in den Fig. 15—17, Taf. 2, und dass es selten — und jedenfalls nicht im peripherischen Teil des Androeceums — vorkommt, dass Staubblätter, die verschiedenen Gruppen angehören, in erwähnter Weise vereinigt auftreten, so ist es offenbar, dass auch bei *M. cordata* die vier Staubblattgruppen 2 + 2 primitive Anlagen vertreten; die Verzweigung dieser ist aber weit reichlicher als bei der Schwester-Spezies, und an gewissen Punkten setzt sie sich oft so lange fort, dass die Prozedur in der entwickelten Blüte als eine unvollständig durchgeführte Spaltung erscheint.

Unter solchen Verhältnissen wird der Blütenbau von *Macleaya* in allem Wesentlichen derselbe wie bei den früher behandelten Gattungen. Er entspricht nämlich der Formel:

$$S\ 2,\ C\ (=A)\ 2+2,\ A\ 2^{m}+2^{m-n},\ G\ 2.$$

In dieser Formel gibt C (= A) an, dass die Blätter beider Kronenkreise konstant als Staubblätter ausgebildet sind. Zu bemerken ist übrigens, dass bei *M. microcarpa* m zwischen 2 und 4 wechselt, bei *M. cordata* hingegen einen Wert von 6 oder darüber besitzt, und dass n wenigstens den Wert 1 hat und bei *M. microcarpa* oft = m ist, weshalb die Staubblätter der inneren Anlagen dieser Art oft ganz fehlen; bei *M. cordata* sind sie dagegen an dem untersuchten Material mindestens 5 an jeder Seite.

Aus dem Vorhergehenden haben wir gesehen, dass Spaltungen im Androeceum äusserst oft direkt nachweisbar sind. Zuweilen kommen sie auch in den übrigen Blattkreisen der Blüte vor. Beispielsweise ist in Diagr. 23 und 27 von *M. microcarpa* der Kelch dreiblättrig, und die Breitenverhältnisse der Sepalen lassen vermuten, dass die Trimerie hier durch Zweiteilung des hinteren Kelchblattes zustande gekommen ist. Direkt nachweisbar ist eine derartige Spaltung in der Blüte von M. *cordata*, die durch Fig. 15, Taf. 2, repräsentiert ist: während in dem abgebildeten Schnitt das vordere Kelchblatt eine ungewöhnlich grosse Breite und eine abweichende Nervatur besitzt, zeigen andere Schnitte der Serie, dass seine Spitze zweispaltig ist. — Von grösserem Interesse ist jedoch, dass auch die als Staubblätter entwickelten Kronblätter nicht selten mehr oder weniger vollständig in zwei gespalten sind. In der Blüte von *M. cordata*, der das Diagr. 3 entspricht, ist also jedes der beiden medianen Kronblätter mit zwei vollständigen Antheren und einem bis zur Mitte. bzw. etwas weiter abwärts, zweigeteilten Filament versehen, und oben in Diagr. 4 der-

selben Art ist die Anordnung der Blattorgane eine solche, dass man annehmen muss, dass die an entsprechender Stelle im Diagr. 3 noch vorsichgehende Teilungsprozedur hier zum Abschluss gebracht worden ist. Mehrere andere Blüten der *M. cordata* haben Beispiele einer ganz oder teilweise durchgeführten Spaltung von Kronblättern dargeboten, und zwar nicht nur der medianen, welche ja bei *Sanguinaria* normal gespalten auftreten, sondern auch der transversalen. Die beiden Blattorgane *a* und *b* im Diagr. 4 der *M. microcarpa* dürften übrigens auch einem bis an den Grund gespaltenen Kronblatt entsprechen. — Ein trimeres Pistill begegnet uns in Diagr. 5 der *M. microcarpa;* wie hier die Überzähligkeit zustande gekommen ist, kann jedoch nicht erwiesen werden.

Bocconia L.

Von dieser Gattung, die mit *Macleaya* sehr nahe verwandt ist und fünf zentral- oder südamerikanische Arten umfasst, habe ich vorzugsweise *B. frutescens* L. studiert, von der ich im hiesigen botanischen Garten ein reichliches Material aufgezogen habe; ausserdem wurde eine geringe Anzahl von von Herbarmaterial herrührender Blüten der *B. integrifolia* (Humb. & Bonpl.)DC. untersucht.

Die Infloreszenzen sind wie bei *Macleaya* aufgebaut, den Seitenblüten fehlen aber die Vorblätter, und ihre krautigen, nach der Pollination abfallenden Sepalen nehmen in Übereinstimmung hiermit transversale Stellung ein. Um den Vergleich mit *Macleaya* und anderen Gattungen mit Rücksicht auf die übrigen Blattkreise der Blüte zu erleichtern, sind jedoch in der Diagrammserie (Taf. 21 & 22) die Blüten so orientiert, als ob die Kelchblätter median ständen. — Betreffs Ästivation des Kelches verdient bemerkt zu werden, dass, abweichend vom Verhältnis bei *Macleaya*, nur in 46 % der 190 untersuchten *Bocconia*-Blüten das eine Kelchblatt mit beiden Kanten deckend gefunden wurde, was ohne Zweifel mit der transversalen Stellung der Sepalen im Zusammenhang steht; ungefähr gleich oft findet sich Deckung mit der einen (entweder der rechten oder linken) Kante, und in den übrigen Fällen ist die Ästivation entweder klappig oder sogar offen.

Krone.

Payer (*1857*, 218—219, Pl. 48), der einzige der genauere Untersuchungen über die Blüte von *Bocconia* unternommen, bezeichnet sie als apetal und fügt hinzu: »jamais, à quelque âge qu'on l'examine, on n'aperçoit de trace de corolle». Die Krone sollte also unterdrückt sein, eine Auffassung, die auch Eichler (*1878*, 189) ausgesprochen hat. In bezug auf die nahestehende Gattung *Macleaya* habe ich jedoch Beweise dafür erbracht, dass das Fehlen der Krone nicht auf Abort zurückzuführen ist, sondern darauf, dass diese Blätter als Stamina auftreten. Einer der Beweise hierfür war, dass die vier äussersten Staubblätter auffallend weit unten inseriert waren, und zwar ungefähr in dem Niveau, das die Kronblätter im Verhältnis zu den wirklichen Androecealgliedern einzunehmen pflegen. Ein

solcher Befund kann zwar nicht in bezug auf *Bocconia* als Beweis herangezogen werden, denn die Höhendifferenzen zwischen den vier äussersten und den zunächst darauffolgenden Staubblättern sind hier gar zu unbedeutend, aber der Bauplan der Blüte ist durchweg so übereinstimmend mit dem von *Macleaya*, dass er unbedingt in der gleichen Weise zu deuten ist. So sind sowohl die beiden zuerst angelegten alternisepalen Staubblätter wie die unmittelbar darnach entstehenden episepalen immer ungepaart, ein Umstand, der ja mit der Auffassung, dass sie zwei Kronblattkreisen entsprechen, im vollen Einklang steht. Wollte man hingegen diese Blattorgane als wirkliche Staubblätter auffassen, so würden *Bocconia* und *Macleaya*, wie bereits unter letzterer Gattung hervorgehoben wurde, in bezug auf den Bau des Androeceums als von allen übrigen Repräsentanten der Unterfamilie *Papaveroideae* abweichend dastehen, während mit der ersteren Deutung im Gegenteil in allem Wesentlichen Übereinstimmung erreicht wird. Wie wir gleich sehen werden, ist nämlich das Androeceum von *Bocconia*, wenn seine vier äussersten Glieder als den Petalen entsprechend aufgefasst werden, ganz in derselben Weise aufgebaut wie bei *Macleaya*. — Auch bei *Bocconia* ist also die Apetalie als nicht auf Abort der Kronblätter, sondern auf ihr Auftreten in Form männlicher Sexualblätter beruhend aufzufassen. Auch sind ja die Blüten, ebenso wie bei *Macleaya*, ganz klein und unansehnlich; sie befinden sich, wenn man es so ausdrücken will, durchgehend in dem vereinfachten Zustand, der sich experimentell z. B. bei der Blüte von *Roemeria* hervorrufen lässt, die sich dann, wie wir gesehen, gerade dadurch auszeichnet, dass die Petalen, ehe sie ganz verschwinden, mehr oder weniger vollständig in Staubblätter umgewandelt werden. Wirklicher Abort der Kronenkreise von *Bocconia* kommt jedoch vor. In den Diagr. 33—80 fehlen also durchweg die Staubblätter, welche die inneren Petalen vertreten.[1] Die den äusseren Kronblättern entsprechenden persistieren dagegen viel länger selbst bei ausgeprägten Hungerformen; in Diagr. 80 sind aber auch diese ganz verschwunden. Zu diesen und ähnlichen Reduktionserscheinungen werde ich jedoch später zurückkommen.

Wie bereits unter *Macleaya* erwähnt wurde, behauptet Adanson (*1763*, 112) einmal Kronblätter bei *Bocconia frutescens* angetroffen zu haben. Da jedoch weder über ihre Form und Farbe noch ihre Anzahl etwas angegeben wird, und da es noch weniger ersichtlich ist, ob sie gewissen Staubblättern in der normalen Blüte entsprachen oder nicht, so ist der Angabe kaum irgend welcher Wert beizumessen. Ebenso wenig scheint jemals später eine ähnliche Beobachtung gemacht worden zu sein. In dem von mir untersuchten Material finden sich zwar zwei Blüten vor, vergl. Diagr. 25 und 35, wo Staubblätter, die den äusseren Kronenkreis repräsentieren, mehr oder weniger in Perianthblätter umgewandelt sind, die innere Struktur dieser Blätter zeigt aber unzweideutig, dass die Metamorphose in der Richtung der Kelchblätter und nicht der Kronblätter gegangen ist. So stimmt das Blatt links im Diagr. 35 mit Rücksicht auf Zahl und Ausbildung der Zellschichten vollständig mit einem Kelchblatt, und die Schnittserie zeigt ausserdem, dass es ebenso wie die Sepalen in eine kräftige Spitze ausläuft; der Unterschied von einem normalen Kelchblatt besteht bloss darin, dass die Breite etwas vermindert und die Ränder auf einer ge-

[1] Über die episepalen Staubblätter in Diagr. 52—61, welche beim ersten Blick leicht als Repräsentanten des inneren Kronenkreises aufgefasst werden könnten, siehe nachstehend unter Rubrik »Reduktionserscheinungen».

wissen Höhe (derjenigen der Anthere eines Staubblattes entsprechend) eingerollt sind. Das Blatt rechts in Diagr. 25 ergibt sich ebenfalls infolge seiner Anatomie als ein unzweifelhaftes Kelchblatt, hier ist jedoch die Breite noch geringer, die Spitze kürzer und dünner, und ferner findet man an einem Rande auf einer kurzen Strecke eine Andeutung eines in seiner Entwicklung gehemmten Archespors. Noch unvollständiger ist die Umbildung des Blattes rechts im Diagr. 35, indem es sich von einem Staubblatt hauptsächlich durch eine vielfach grössere Breite des Konnektivs und Filaments unterscheidet. Da nun solche partiell metamorphosierte Blattgebilde in ihrer Form sowohl von den echten Staubblättern als von den normalen Sepalen abweichen, würde man sich denken können, dass die von Adanson erwähnte Krone gerade aus solchen Blättern bestanden; ihre Bezeichnung als Krone wäre dann infolge ihres morphologischen Wertes vollkommen berechtigt, obgleich sie in ihrer Ausbildung ein Mittelding zwischen Staubblättern und Sepalen darstellen.

Androeceum.

Nach Payer (l. c.) sollte *Bocconia* meist nur 6 Staubblätter besitzen, also tatsächlich nur 2 + 4, da wenigstens die beiden äussersten als Kronblätter zu bezeichnen sind. Dem von mir untersuchten Material zufolge, das aus 184 mikrotomierten Blüten besteht, ist jedoch die Anzahl der Staubblätter recht verschieden. Kräftige Pflanzen weisen 4 + 12 wirkliche Androecealglieder auf. Bei schwächeren wird die Zahl geringer, und bei ausgeprägten Hungerformen — solche lassen sich leicht in kleinen Töpfen mit magerer Erde aufziehen — bleibt in der Mehrzahl der Blüten von dem eigentlichen Androeceum nichts zurück. Die Diagr. 43—80 illustrieren solche Fälle. Behufs genaueren Studiums des Verlaufes gewisser Reduktionserscheinungen habe ich eine verhältnismässig grosse Anzahl von Blüten einfacheren Baues untersucht, und die in der Diagrammserie hervortretende Proportion zwischen solchen und den vollkommener ausgebildeten ist deshalb keineswegs mit bei spontanem oder in gewöhnlicher Weise kultiviertem Material vorhandenen übereinstimmend. An Herbarmaterial habe ich mich im Gegenteil davon überzeugen können, dass sich die Zahl der eigentlichen Staubblätter auf den natürlichen Standorten meistens zwischen 4 und 12 hält.

Ich liefere nun zuerst einen kurzen Bericht über das Androecum in reicher entwickelten Blüten der *B. frutescens*. Die verschiedenen Staubblätter entstehen hier in äusserst kurzen Zeitintervallen und geringer Differenz der Insertionshöhe. Zur vollen Klarheit über ihre Reihenfolge zu gelangen, ist deshalb oft mit grosser Schwierigkeit verbunden. In den Fällen, wo sie sich mit Sicherheit ermitteln liess, ist jedoch eine vollkommene Übereinstimmung mit *Macleaya* konstatiert worden. Dasselbe gilt von der topographischen Anordnung der Staubblätter, die durchgehend als mit derjenigen der *M. microcarpa* identisch bezeichnet werden kann: man vergleiche die Diagr. 1—26 der vorliegenden Pflanze mit den Diagr. 1—30 jener *Macleaya*-Art. Bei der Gattung *Macleaya* war es infolge der allgemein vorkommenden Spaltungen gewisser Staubblätter (*M. cordata*) bzw. Verzweigungen ihrer Blattspurbündel (*M. microcarpa*) offenbar, dass auch in stark polyandrischen Blüten das Androeceum nicht aus zahlreichen Kreisen sondern aus vier Staubblattgruppen besteht, die 2 + 2 primitive Staubblattanlagen repräsen-

tieren. Bei *Bocconia* habe ich in reicher ausgestatteten Blüten in keinem einzigen Fall verzweigte Staubblätter[1] angetroffen, und auch keine Verschmelzung von Staminalbündeln während ihres Verlaufes durch die Blütenachse beobachtet, da aber, wie oben erwähnt, die Topographie des Androeceums bei *B. frutescens* und *M. microcarpa* ganz dieselbe ist, muss die Schlussfolgerung berechtigt sein, dass auch bei *Bocconia frutescens* das Androeceum aus 2 + 2 mit den Kronenkreisen alternierenden und in eine wechselnde Zahl von Gliedern aufgelösten primitiven Anlagen aufgebaut ist. — Von *B. integrifolia* habe ich nur 6 Blüten untersucht. Die Zahl der eigentlichen Staubblätter erreichte in ihnen bzw. 17, 14, 10, 9, 9, 4. Da diese Blüten von Herbarmaterial herrührten, liess sich die Staubblattgruppierung nur in den vier letzteren Fällen mit voller Sicherheit bestimmen (nach Erweichung der Knospen in Milchsäure und Einbettung in Paraffin), da sie aber hier ganz dieselbe war, wie in den Diagr. 3, 4, 5, 29 von *B. frutescens*, muss jedoch offenbar das Androeceum in derselben Weise wie bei dieser gedeutet werden.

In den Blüten von *B. frutescens*, die Diagr. 27—80 entsprechen, weist das Androeceum weitgehende Reduktionen auf, deren Studium Manches von Interesse bietet; wir werden später hierzu zurückkommen.

Gynaeceum.

Die beiden Karpiden, aus denen das Pistill aufgebaut ist, stehen in einigermassen vollständig ausgerüsteten Blüten immer in Alternation mit den Kelchblättern, und zwar unabhängig von der Zahl und Gruppierung der Staubblätter. Auch in Diagr. 1—15 nehmen sie also die genannte Stellung ein, trotzdem sie dadurch den zuletzt angelegten Staubblättern, d. h. den mit »3» bezeichneten, opponiert werden. Falls diese Staubblätter als selbständiger Kreis aufgefasst würden, liesse sich ja die Karpidstellung in den erwähnten Diagrammen schwerlich erklären; sie wird aber ganz natürlich, wenn das Androeceum aus zwei äusseren alternisepalen und zwei inneren episepalen Anlagen besteht; die Orientierung der Karpiden wird nämlich dann durch diese primären, kollektiven Einheiten, und nicht durch die sekundären, d. h. die einzelnen Staubblätter, bestimmt. Erst wenn die Reduktion der Blüte so weit fortgeschritten ist, dass neben dem inneren Kronkreis auch das ganze Androeceum vollständig verschwunden, tritt ein anderes Verhältnis ein, worüber Weiteres im Folgenden. Auch bei *Bocconia* liefert also die Karpidstellung eine wichtige Stütze für die Deutung des Papaveraceen-Androeceums, die ich hier geltend zu machen versucht habe.

Sonst ist in bezug auf das Gynaeceum nicht viel in diesem Zusammenhang zu bemerken. Es mag jedoch hervorgehoben werden, dass das Pistill zuletzt einen recht langen Stiel erhält, dass das Ovar nie eine Spur von Dissipiment zeigt und bloss ein einziges, fast basales Eichen besitzt, dass der Griffel ungewöhnlich lang ist und sich in zwei über dem Mittelnerv der Karpiden stehenden linearen Narben fortgesetzt, deren ausgezogene Form offenbar damit im Zusammenhang steht, dass die Pflanze anemophil ist. In Diagr.

[1] Dass in Diagr. 12 ein Staubblatt, hoch hinauf mit einem, das ein Kronblatt repräsentiert, vereint ist, dürfte wohl einfach als eine Anomalie zu betrachten sein.

1—6 wird das Pistill in verschiedener Höhe durchschnitten wiedergegeben; in D. 1 durch die Narben, in D. 2 und 3 durch den oberen Teil des Griffels, bzw. seine Basis, in D. 4—6 durch die Spitze, Mitte und Basis des Ovars. — Die ellipsoidische Frucht öffnet sich durch zwei von der kräftigen Plazentarleiste abfallende Klappen.

Wenn man von den Reduktionen absieht, die mehr oder weniger ausgeprägte Hungerformen aufweisen, und die unten eingehender zu besprechen sind, wird die Formel des Blütenbaues von *Bocconia* identisch mit derjenigen von *Macleaya*, also:

$$S\,2,\ C\,(=A)\ 2+2,\ A\,2^{m}+2^{m-n},\ G\,2.$$

Bei *B. frutescens* besitzen m und n dieselben Werte wie bei *M. microcarpa;* bei *B. integrifolia* ist m oft eine etwas höhere Zahl.

Reduktionserscheinungen.

Das Studium der Reduktionserscheinungen bei *B. frutescens* ist in höchstem Grade lehrreich und interessant. Wenn man für die Untersuchung des Blütenbaues dieser Pflanze nur über schwach entwickelte Individuen verfügt, z. B. solche die in engen Blumentöpfen aufgewachsen sind, so ist es mehr als wahrscheinlich, dass man gleich Payer, der offenbar gerade solches Material untersuchte, bei der Mehrzahl der Blüten innerhalb des Kelches nur 4—6 staubblattähnliche Organe antrifft, oder gar noch weniger. Die in Übereinstimmung mit Diagr. 52 ausgestatteten Blüten müsste man dann ganz selbstverständlich als apetal und mit zwei äusseren alternisepalen und zwei inneren episepalen Staubblättern versehen betrachten; die hingegen, die Diagr. 34 entsprechen, könnte man sich leicht aus jenen durch Verdopplung der beiden episepalen Staubblätter entstanden denken. Die letztere Annahme würde man durch die Tatsache bestätigt finden, dass die Karpiden gleichwie die beiden äusseren Staubblätter alternisepal sind, und falls man zufällig auch eine Blüte mit dem Bau der in Diagr. 42 abgebildeten antraf, würde man unzweifelhaft darin einen Beweis für die Richtigkeit der Annahme von der Verdoppelung sehen, da in diesem Diagramm das obenstehende Doppelstaubblatt augenscheinlich den beiden unteren Einzelstaubblättern entspricht. Zu einer solchen Auffassung der *Bocconia*-Blüte ist tatsächlich Payer gelangt. Indem er sie, wie bereits erwähnt, als durch Abort der Kronblätter apetal ansieht, beschreibt er sie nämlich folgendermassen: »L'androcée ne se compose, ordinairement, que de six étamines qui apparaissent en deux fois: deux alternes avec les sépales d'abord, et ensuite les quatres autres superposées par paire à ces sépales. Quelquefois il n'y a que cinq étamines au lieu de six. Cela tient à ce que à la place d'une paire d'étamines superposées à l'un des sépales, il ne s'est développé qu'une étamine: il n'y a pas eu de ce côté dédoublement». Benecke, der nicht selbst *Bocconia* untersucht, betreffs *Macleaya* aber zu dem Resultat gekommen, dass die Kronblätter nicht unterdrückt, sondern durch die äusseren Staubblätter vertreten sind, sucht mit Zugrundelegen dieser Erfahrung die hexandrische *Bocconia*-Blüte Payer's (siehe Diagr. 34) so zu deuten, dass ihr die wirklichen Staubblätter ganz fehlen sollten, während zwei Kreise staubblattähnlicher Kronblätter vorlägen, von denen der innere verdoppelt wäre; in Payer's pentandrischen Blüten (siehe Diagr. 43) sollte bloss eins der inneren Petalen verdoppelt worden

sein, und in der von BENECKE als hypotetisch betrachteten tetrandischen Blüte (siehe Diagr. 52) sollten beide inneren Petalen gleich den äusseren einfach geblieben sein. Obgleich nun die von PAYER angeführten Tatsachen vollkommen korrekt sind, und trotzdem BENECKE's Massregel seine Erfahrung von der Krone von *Macleaya* auf *Bocconia* anzuwenden auch berechtigt ist, so ist doch die Auffassung des einen wie des anderen ganz irrig. Dies hat seinen Grund darin, dass das benutzte Material nur oligandrische Blüten umfasst hat, und dass man infolgedessen eine gewisse Erscheinung als gegen die tatsächliche in ganz entgegengesetzter Richtung gehend gedeutet: das oben in Diagr. 42 befindliche Doppelstaubblatt vertritt nämlich nicht ein episepales Blattorgan, das im Begriff ist sich zu spalten, sondern im Gegenteil zwei alternisepale, die im Begriffe sind zu einem episepalen zu verschmelzen. Zu diesem Resultat gelangt man aber erst bei vergleichender Prüfung von Material, das dem ganzen Variationsvermögen der *Bocconia*-Blüte entspricht.

Wenn wir nun durch Studium der Diagrammserie, Taf. 21 & 22, dem Verlauf der Reduktionserscheinungen folgen, so finden wir, was die Krone betrifft, dass in Diagr. 1—26, also in Blüten, die von wohlentwickelten Kulturen oder von natürlichen Standorten stammen, beide ihre Kreise (wenn auch in Gestalt von Staubblättern) zugegen sind. In Diagr. 27—32 fehlt das eine Glied des inneren Kreises, und in Diagr. 33—41, die zusammen 51 verschiedene Blüten repräsentieren, ist dieser Kreis ganz verschwunden: episepale Organe fehlen hier vollständig. Solche erscheinen aufs Neue in Diagr. 42—71 und werden, wie wir soeben gesehen, von BENECKE als innere Kronblätter aufgefasst. Ein Wiederauftreten des inneren Kronenquirls wäre jedoch um so eigentümlicher, da diese Blüten durchgehend einfacher gebaut sind als die 51, wo er schon vollkommen verschwunden ist. Erst durch eine Untersuchung des Verlaufs der Reduktionserscheinungen innerhalb des Androeceums ergibt sich tatsächlich die Lösung dieses Rätsels.

Betrachten wir da in erster Reihe die inneren, episepalen Staubblattgruppen, so finden wir sie in Diagr. 1—3 zweizählig; in Diagr. 4—18 kommen immer grössere Defekte an ihnen vor, und schon in Diagr. 19, 20 und 22 sind sie, gleichwie in der ganzen Fortsetzung der Serie, vollständig verschwunden. — Was die äusseren, alternisepalen Staminalgruppen betrifft, so treten sie in Diagr. 1 viergliedrig und in Diagr. 3—5, 7, 10, 13, 14 dreigliedrig auf; in Diagr. 6, 8, 9, 11, 12, 15, 19 und 20 ist an der einen Seite der Blüte das mittlere der drei Glieder unterdrückt, und in Diagr. 16—18 sowie in 21—41 sind diese Gruppen beiderseits nur durch die beiden Initialstaubblätter vertreten. Die zahlreichen Blüten, die Diagr. 34—40 entsprechen, besitzen also zwei alternisepale Kronblätter und zwei ebenfalls alternisepale Paare von Staubblättern. Dit mit »1» bezeichneten Organe in diesen Diagrammen sind folglich weder zwei doublierte episepale Staubblätter, wie PAYER meinte, noch zwei verdoppelte episepale Kronblätter, wie es BENECKE annahm: die episepalen Staubblätter fehlen ja schon in Diagr. 20 und 22, und den episepalen Kronenquirl sehen wir schon in Diagr. 27—32 im Begriff zu verschwinden. — Eine demnächst folgende Stufe des Reduktionsvorganges wird durch Diagr. 46, 47 und 49 illustriert, wo das eine Glied eines Staubblattpaares abortiert ist, jedoch nur an der einen Seite der Blüte.[1] In keinem einzigen Fall ist mir nämlich ein derartiges Fehlschlagen beiderseits begegnet,

[1] Einen Übergang hierzu bildet möglicherweise Diagr. 41, wo ein Staubblatt nur die eine Antherenhälfte besitzt.

und nach allen Beobachtungen zu urteilen schreitet die Reduktion nicht weiter in dieser Richtung fort. Statt dessen schlägt sie eine andere Richtung ein, die sehr gut mit den strukturellen Eigentümlichkeiten im Einklang steht, welche die Blüte tatsächlich aufzuweisen hat, wenn sie sich auf der in Diagr. 32—40 wiedergegebenen Reduktionsstufe befindet. Dadurch dass sowohl der innere Kronenquirl wie die inneren Staubblattgruppen verschwunden, liegt nämlich hier der sonderbare Zustand vor, dass nicht weniger als drei alternisepale Kreise unmittelbar aufeinander folgen. Ein Ausweg, eine vom arkitektonischen Gesichtspunkt stabilere Gleichgewichtslage wiederzugewinnen, wäre zwar, dass sich der innerste Quirl, d. h. die beiden Karpiden, episepal stellte, und dieser Ausweg wird tatsächlich auch benutzt, jedoch nicht auf dem hier in Frage stehenden Stadium, sondern erst wenn das ganze Androeceum verschwunden ist, wie in Diagr. 72—76. Ein weit grösserer Effekt würde jedoch offenbar erreicht werden, falls die Organe des mittleren Kreises episepale Orientierung erhielten, da somit ununterbrochene Alternation eintreten würde, und interessant genug ist es gerade in dieser Richtung, dass sich die Reduktion nun fortsetzt. Die Möglichkeit für eine episepale Anordnung der Elemente des mittleren Quirls, also der mit »1» bezeichneten Staubblätter, ergibt sich dadurch, dass sie diagonal oder annähernd diagonal stehen, eine Stellung, die wir übrigens bei fast allen Gattungen für die Initialglieder der äusseren Staubblattgruppen charakteristisch gefunden haben. Wie sich diese Umlagerung vollzieht, geht genügend deutlich aus Diagr. 42 hervor. Bei der Kenntnis, die wir von den schon durchlaufenen Reduktionsphasen besitzen, lässt sich das in dieser Blüte befindliche Doppelstaubblatt, das sich durch zwei Gefässbündel in dem doppelt breiteren Filament und ferner durch zwei seitliche Theken und eine sehr grosse zwischen diesen liegende auszeichnet, offenbar nicht anders auffassen als wie eine mitten vor dem Kelchblatt eingetretene, jedoch nicht ganz durchgeführte Verschmelzung zweier den alternisepalen Staminalpaaren angehörender Glieder. Ganz zum Abschluss gebracht ist dagegen diese Verschmelzung mitten vor dem einen Kelchblatt in den 14 Blüten, die durch Diagr. 43, 44, 48, 50, 51 vertreten sind, und in den 20 Blüten, welche die Diagr. 52—61 umfassen, hat sie sich vor beiden Sepalen vollzogen.[1] Da die in erwähnter Weise vereinten Staubblätter ursprünglich annähernd diagonal standen, ist die stattgefundene Umwälzung nicht besonders gross; sie ist aber von Interesse als ein wirkliches Beispiel dessen, was Čelakovský (1895) »negatives Dédoublement» nennt und zugleich in hohem Grade lehrreich. Ohne Kenntnis dieser Prozedur und der vorhergehenden Reduktionsphasen würde man nämlich, trotzdem die inneren Kronblätter schon in Diagr. 27—32 im Begriff waren zu verschwinden, gezwungen sein, Benecke Recht zu geben, wenn er die episepalen Organe in den Diagr. 52—61 als innere Petalen deutet; dass diese Organe statt dessen den alternisepalen Staubblattquirl repräsentieren, würde man kaum vermuten können. Dass sie wirklich einem innerhalb der Krone befindlichem Blattquirl angehören, wird jedoch auch durch Folgendes bestätigt: während der Unterschied in Insertionshöhe

[1] Die Veränderung braucht sich offenbar nicht in jedem Falle so vollzogen zu haben, dass sich die vier Staubblätter je zu zweien in der Richtung der Mittellinie der Sepalen einander genähert haben, um später dort zu verschmelzen. Die Vereinigung lässt sich nämlich recht wohl als »kongenital» denken, so dass die episepalen Staubblätter von Anfang an als einheitliche Organe angelegt werden. Das Wesentliche ist, dass sie genetisch dem alternisepalen Staminalwirtel entsprechen, und Diagr. 42, welches jedenfalls ein wirkliches Übergangsmoment illustriert, beweist dies zur Genüge.

zwischen den äusseren und inneren Kronblättern unbedeutend ist, zeigt er sich scharf betreffs der in Diagr. 52—61 vorhandenen Quirle, offenbar weil die zwischen ihnen gestellten inneren Kronblätter abortiert sind. Das Wiederauftreten der inneren Petalen in den fraglichen Diagrammen ist also nur scheinbar: schon in Diagr. 33 ist ihr Abort definitiv. — Die Reduktionserscheinung schreitet nun in der Weise fort, dass zuerst das eine der beiden episepalen Staubblätter unterdrückt wird, wie wir es in Diagr. 62—71 sehen; sodann fällt auch das andere weg, so dass in Diagr. 72—77 jede Spur des eigentlichen Androeceums fehlt. Auf dieser Stufe besteht also die Blüte, mit Ausnahme des Kelches, nur aus den beiden mit diesem alternierenden äusseren Kronblättern nebst zwei Karpiden. Falls nun diese letzteren ihre normale, d. h. alternisepale, Stellung beibehielten, müssten sie offenbar den Kronblättern entgegengesetzt stehen, und in den zwei durch Diagr. 77 vertretenen Blüten begegnet uns tatsächlich ein derartiges Verhältnis. Da jedoch dies mit den Forderungen des Alternationsprinzips schlecht vereinbar ist, hat sich in den übrigen 11 Blüten (Diagr. 72—76) eine neue Umwälzung vollzogen: in ihnen haben die Karpiden episepale Stellung erhalten. — Wenn dann, wie in Diagr. 78 und 79, eins der Kronblätter verschwindet, vermag das zurückbleibende nicht in erwähnter Weise die Karpidstellung zu verändern; diese ist nämlich hier wiederum normal. Ebenso verhält es sich auf der Endstufe des Reduktionsprozesses, Diagr. 80, wo auch die Krone gänzlich fehlt, und wo wir folglich eine wirklich apetale und zugleich weibliche Blüte vor uns haben.

Die hier unternommene Untersuchung, der Reduktionserscheinungen der *Bocconia*-Blüte hat uns gezeigt, wie auf gewissen Stadien Strukturverhältnisse entstehen können, die, falls man nicht die Umwälzungen kennt, die sie hervorgerufen haben, sehr leicht zu schweren Missdeutungen Veranlassung geben können. Die Diagr. 52—61 lieferten hiervon ein treffendes Beispiel. Ausserdem hat die Untersuchung an die Hand gegeben, dass die Karpiden in Blüten, aus denen das eigentliche Androeceum ganz verschwunden ist, mit grösster Leichtigkeit ihre Stellung ändern, wenn das Alternationsgesetz dies fordert, dass sie aber, so lange das Androeceum vorhanden bleibt, unveränderlich die Orientierung zeigen, welche die Annahme von 2 + 2 primitiven Staubblattanlagen erheischt, und zwar auch wenn der Blütenbau im schärfsten Widerstreit mit dem erwähnten Gesetz steht. Die zahlreichen, durch Diagr. 34—41 vertretenen Blüten sind besonders geeignet, auf dieses Verhältnis Licht zu werfen.

Anomalien.

Als solche sind hervorzuheben teils die bereits erwähnte Erscheinung, dass in Diagr. 12 zwei Blattorgane, von denen das eine ein Kronblatt, das andere ein Staubgefäss repräsentiert, vereint auftreten, teils auch die Umbildung in Kelchblätter, der, wie wir bereits gesehen, die äusseren Petalen in Diagr. 25 und 35 anheimgefallen sind. Auf die in Diagr. 33 vorkommende Trimerie, die sicherlich durch Spaltung des unteren Kelchblattes eingeleitet worden ist, mag auch die Aufmerksamkeit im Vorbeigehen gelenkt werden, sowie ferner darauf, dass in Diagr. 63 das Pistill durch ein solides Stilet ersetzt ist.

Einige andere Anomalien verdienen dagegen etwas eingehender besprochen zu werden. Eine von diesen besteht in einer starken Tendenz zur Karpellomanie bei

den Staubblättern, die auf einer gewissen Reduktionsstufe durch den oben geschilderten Verschmelzungsprozess mitten vor den Sepalen entstanden sind. In Diagr. 64 und 65 findet man eine erste Andeutung dieser Erscheinung, indem in einem Staubblatt ein Pollenfach steril ist und durch einen kleinen schräg einwärts gerichteten Wulst ersetzt wird. In Diagr. 59, 67, 69 sind beide inneren Pollenfächer in angegebener Weise umgebildet, wozu noch das Filament des betreffenden Staubblattes grössere Breite erhalten hat. In Diagr. 54, 60, 62, 63 weisen die inneren Pollenfächer dasselbe Verhältnis auf, und die Breite und Dicke des Filaments sind hier noch viel grösser; in den beiden letzteren Diagrammen hat ausserdem die dem Konnektiv entsprechende Partie eine kolossale Entwicklung erreicht, und in Diagr. 62 hat zugleich eins der äusseren Pollenfächer angefangen sich rückzubilden. In Diagr. 58 schliesslich, wo sämtliche Pollenfächer total verschwunden sind, zeigt das betreffende Organ in allem Wesentlichen dieselbe Ausbildung wie die offenen Karpiden in Diagr. 65, 71 u. s. w.; das Ovulum fehlt jedoch. Karpellomanie scheint nicht früher bei *Bocconia* beobachtet worden zu sein, ist aber von Gris (1858, 80) und anderen bei *Macleaya cordata* angetroffen. — Eine andere Abnormität, die einen Gegensatz zu dem Angeführten bildet, wird durch Diagr. 74 und 80 illustriert. Hier findet man nämlich das eine Karpid an der Aussenseite seines freien Randes mit einem Pollenfach versehen, das grosse Mengen von wohlentwickelten Pollenkörnern enthält. Ein solches Verhältnis, das man sich in bezug auf Diagr. 80 durch den Mangel an männlichen Organen hervorgerufen denken könnte, scheint bei keiner Papaveracee beobachtet worden zu sein. — Schliesslich verdient eine Anomalie erwähnt zu werden, die darin besteht, dass das Ovar der einen Kante entlang offen ist. Diese Abweichung beruht zuweilen darauf, dass das eine Karpid abortiert ist, wobei sich das andere episepal, als Gegenstück des einzigen episepalen Staubblattes, gestellt hat. Dies ist in Diagr. 65—67 der Fall, und einen Übergang dazu weist Diagr. 64 auf, wo das untere Karpid ganz schmal ist. Noch öfter wird jedoch die Anomalie dadurch hervorgerufen, dass Verwachsung nur längs der einen Karpidkante eingetreten ist. Die Diagr. 61, 71, 73, 74, 79, 80 liefern Beispiele hierfür. In Diagr. 78 ist diese Erscheinung bloss eingeleitet, in Diagr. 71 zeigen dagegen die Karpiden eine Tendenz auch an der anderen Kante sich von einander zu trennen.

Argemone L.

Während die bisher behandelten Gattungen sämtlich dimeren Blütenbau zeigten, zeichnet sich *Argemone* gleich allen folgenden Papaveroideen dadurch aus, dass die Blüten, jedenfalls der Mehrzahl nach, dreizählig sind.

Die oben kaputzenförmigen Sepalen, die unterhalb der Spitze in einen mehr oder weniger scharfen Stachel auslaufen, sind also meistens drei an Zahl, und in den Seitenblüten steht dann gewöhnlich eins von ihnen hinten in der Medianlinie; sie decken einander konstant mit der rechten Kante. Wenn Dimerie vorhanden ist, stehen die Sepalen gewöhnlich median, wobei es nicht selten vorkommt, dass das vordere mit seinen beiden Rändern das hintere umfasst.

Die Kronblätter, die ihr Längenwachstum fortsetzen, nachdem dieses beim Kelch aufgehört hat, liegen infolgedessen in der Knospe ebenso wie bei *Papaver* zusammengeknittert. Die Blätter des äusseren Quirls zeigen, wie aus der Diagrammserie ersichtlich, wechselnde Praefloration. Die inneren Petalen die meist bedeutend schmäler sind, kommen selten mit einander in Berührung, und es ist zu bemerken, dass sie wie bei der Mehrzahl der Gattungen bei schwachen Individuen starke Tendenz zur Umbildung in Staubblätter zeigen; in der zu *A. mexicana* gehörenden Diagrammserie gibt also das Zeichen ⊖ an, dass die betreffende Metamorphose vollkommen durchgeführt ist, so dass z. B. in Diagr. 20, 21 und 27 die drei inneren Petalen sämtlich als in jeder Hinsicht ganz typische Staubblätter auftreten.

Das Gynaeceum betreffend, zu dem wir unten wieder zurückkommen, mag hier nur bemerkt werden, dass es aus 3—6 Karpiden aufgebaut ist, die ein einfächeriges, länglich ellipsoidisches Ovar bilden, dass einen ziemlich kurzen Griffel und eine 3—6-lappige Narbenscheibe trägt. Diese ist offenbar in gleicher Weise wie bei *Papaver* zustande gekommen: jeder der über den Plazenten stehenden Lappen repräsentiert also die vergrösserten Marginalpartien zweier mit einander zusammengewachsener Karpidspitzen; zum Unterschied von *Papaver* ist aber die Narbenscheibe auf der ganzen Oberseite papillös. Die Dehiszenz der Frucht ist ebenfalls im Wesentlichen dieselbe wie bei *Papaver;* die 3—6 Klappen öffnen sich jedoch nicht, wie bei jener Gattung, nur an der Spitze, sondern sie lösen sich gegen ihre Mitte hinunter, zuweilen sogar fast bis an den Grund, von den übrigens ganz schmalen Plazentarleisten ab.

Androeceum.

Untersuchungen über das Androeceum scheinen bisher nicht vorgenommen worden zu sein. — Ich habe es teils bei *A. mexicana* L., teils bei *A. platyceras* Link & Otto studiert. Bei in kräftiger Gartenerde gezogenen Individuen ist es gewöhnlich aus sehr zahlreichen Gliedern, bis 100 und darüber, zusammengesetzt. Zu versuchen, an solchem Material den Bau des Androeceums zu erforschen, ist als vergebliche Mühe zu bezeichnen. Wesentlich anders stellt es sich aber, wenn man die Untersuchung an Individuen vornimmt, die in engen Töpfen mit nahrungsarmer Erde aufgewachsen sind: hier zeigt sich das Androeceum so vereinfacht, dass sein Bau klar hervortritt, und mit Hilfe der so erzielten Tatsachen lassen sich dann Schlussfolgerungen auch in bezug auf reicher entwickelte Blüten ziehen.

Wir wenden uns nun in erster Linie *A. mexicana* zu, von der ich 30 Blüten (siehe die Diagrammserie, Taf. 23) untersucht habe. Die Mehrzahl von diesen sind als ältere oder jüngere Knospen in Paraffin eingebettet und mit dem Mikrotom geschnitten worden. Prüfen wir da zuerst einige einfachere Fälle, z. B. das dimere Diagr. 25, so finden wir die Staubblätter in vier distinkten Gruppen geordnet: über den äusseren, transversalen Kronblättern steht eine 3-zählige, über den inneren, medianen eine 2-zählige Staubblattgruppe (die untere von diesen ist hier defekt, indem nur ihr linkes Glied zur Entwicklung gelangt ist). In den gleichfalls dimeren Diagr. 28 und 29 sind die transversalen Gruppen noch immer 3-zählig; die medianen hingegen sind entweder fehlgeschlagen oder

durch ein einzelnes Staubblatt repräsentiert. In Diagr. 29 steht dieses Staubblatt, ebenso wie in Diagr. 25, seitlich von der Mitte des Kronblattes und stellt deshalb offenbar das eine Glied eines unvollständigen Paares dar. In Diagr. 28 dagegen hält es genau die Mittellinie der Blüte ein und ist somit als dem Staubblattpaar im Ganzen entsprechend anzusehen. Dass diese Annahme richtig ist, lässt sich aus Diagr. 12 deutlich sehen, wo die zwei Staubblätter, die sich innerhalb der inneren Petalen befinden, fast in der ganzen Länge der Filamente vereint sind, sowie auch aus Diagr. 16, wo über einem staubblattähnlichen inneren Kronblatt ein Staubblattpaar mit gemeinsamer Basalpartie steht. Es ist hier hervorzuheben, dass in den drei soeben besprochenen Blüten die medianen Staubblätter weiter hinein gegen das Zentrum der Blüte als die transversalen inseriert und folglich später als diese entstanden sind. In dem trimeren Diagr. 30 fehlen Staubblätter ganz über den inneren Kronblättern, und über den äusseren sind die Staubblattgruppen zweizählig (eine von ihnen ist sogar defekt). In diesen sehr einfachen Fällen lässt sich ohne Weiteres das Schema der früher behandelten Gattungen wiederfinden: **das Androeceum besteht aus 2 + 2 oder bei Trimerie aus 3 + 3 Gruppen, welche die Alternation der Perianthkreise fortsetzen;** die äusseren Gruppen bestehen zuweilen nur aus zwei Gliedern, und die inneren können durch ein unpaariges Staubblatt vertreten oder ganz abortiert sein.

Gehen wir nun zu etwas reicher ausgestattenen Blüten über, so finden wir betreffs der inneren Staubblattgruppen keine oder nur unbedeutende Veränderungen. So fehlen z. B. diese Gruppen ganz und gar in Diagr. 27; in Diagr. 9, 15, 17—19 und 24 sind sie durch ein einziges unpaariges Staubblatt vertreten, in Diagr. 20 durch ein Staubblattpaar, dessen eines Glied fehlgeschlagen ist, in Diagr. 3 und 11 durch vollständige Staubblattpaare; in Diagr. 2 setzt sich jede innere Gruppe aus drei, wie es scheint simultan angelegten Gliedern zusammen. In der Mehrzahl der übrigen Diagramme sind diese Fälle in verschiedener Weise kombiniert. Nur in Diagr. 5 tritt eine der betreffenden Staubblattgruppen vierzählig auf, da aber das entsprechende Kronblatt mit dem einen Rande deckt und das aussen vor stehende Kelchblatt grössere Breite als das andere zeigt, haben wir es offenbar hier mit einer Blüte zu tun, die gleich den Diagr. 13, 23 und 26 Übergang zwischen Dimerie und Trimerie aufweist; die fragliche Tetrade ist deshalb sicherlich ein Mittelding zwischen einer äusseren und einer inneren Staubblattgruppe. Dass die inneren Staminalgruppen auch in Blüten mit einigermassen reich entwickeltem Androeceum nur aus einer geringen Anzahl Glieder bestehen (in Diagr. 1 z. B. aus zwei, bez. einem einzigen), hängt ohne Zweifel mit der bereits bemerkten Tatsache zusammen, dass die inneren Kronblätter meistens eine verhältnismässig geringe Breite besitzen. — Betreffs der äusseren Staubblattgruppen sind dagegen in reicher ausgestatteten Blüten bemerkenswerte Veränderungen zu konstatieren. Die Zahl der Glieder vergrössert sich recht schnell, und in ihrer Anordnung machen sich höchst bedeutende Variationen geltend. Wir sehen dies schon, wenn die Glieder nur die Vierzahl erreichen. Bald stehen sie nämlich dann alle auf gleicher Höhe, wie links in Diagr. 8, 14 und 22 und in Diagr. 21 rechts, und dann lässt sich auch kein Unterschied in ihrer Anlegungszeit beobachten, bald haben sie die Stellung, die sich unten in Diagr. 10 und 12 sowie beiderseits in Diagr. 13 und 23 vorfindet, wobei das weiter nach Innen stehende Staubblatt

etwas nach den drei anderen angelegt worden ist; unten in Diagr. 15 finden wir schliesslich noch eine andere Gruppierung, indem sich die Glieder hier auf drei verschiedene Insertionshöhen verteilen. In fünfzähligen Gruppen lassen sich noch weitere Variationen beobachten. Die in Diagr. 2 vorkommende Anordnung mit drei äusseren Gliedern und zwei in ihren Zwischenräumen ist als die natürlichste zugleich auch die häufigst auftretende. Im Gegensatz hierzu trifft man aber in Diagr. 9 unten zwei äussere Glieder und drei etwas innerhalb derselben. Vier äussere Glieder und das fünfte in einem ihrer Zwischenräume begegnen uns links in Diagr. 7 und rechts in Diagr. 6 und 11. Links in dem letzteren Diagramm bilden schliesslich alle fünf Staubblätter eine einzige Reihe. Ähnliche Variationen treten, wenn 6- oder 7-zählige Gruppen vorliegen, auf, wie sich aus einem Vergleich beispielsweise zwischen Diagr. 3 und 5 (rechts), bzw. Diagr. 1 (unten) und Diagr. 5 (links) ergibt. Da nun hierzu noch kommt, dass gleichwertige Staubblattgruppen in ein und derselben Blüte sehr oft verschiedene Anordnung der ihnen angehörenden Glieder aufweisen, so wird das Resultat das in der Diagrammserie hervortretende, nämlich dass unter 30 untersuchten Blüten nur drei (Diagr. 17—19) rücksichtlich des Baues des Androeceums mit einander übereinstimmen, während alle die übrigen verschieden sind. Da schon in weniger polyandrischen Blüten so grosse Unbeständigkeit betreffs Anordnung und Entstehungsfolge der Staubblätter herrscht, lässt sich das Androeceum vernünftigerweise nicht als aus einer Mehrzahl distinkter Kreise zusammengesetzt auffassen; da man dagegen stets 2 bzw. 3 den äusseren Petalen opponierte Staubblattgruppen unterscheiden kann — und meistens auch eine gleiche Anzahl innerer — und da die Initialglieder der ersteren immer etwas früher als die der inneren angelegt werden, so muss die Auffassung als berechtigt angesehen werden, dass die Gruppen ebenso vielen mit den Kronblattquirlen alternierenden Anlagen entsprechen, welche in eine wechselnde Zahl sehr verschieden angeordneter Staubblätter zerlegt sind. Dass tatsächlich Spaltungen vorkommen, ergibt sich aus Diagr. 1, wo rechts ein Staubblatt mit zwei bis zum Grunde freien Antheren und zwei Gefässbündeln im Filament versehen ist. — Da aber solche Spaltungen auch in anderen Richtungen als der tangentialen vorsichgehen können (wir haben bei den vorigen Gattungen zahlreiche Beispiele dafür gesehen), wird es mehr als wahrscheinlich, dass auch solche Androeceen, wo die Gliederzahl auf mehr als hundert steigt, sich nach dem soeben angegebenen einfachen Schema entwickelt hat.

Das über das Androeceum von *A. mexicana* gesagte scheint durchgehends auch für *A. platyceras* Gültigkeit zu besitzen. Von den sechs Blüten, die ich untersuchte, zeigt also die in Diagr. 3 (Taf. 24) abgebildete dasselbe Androeceum wie Diagr. 2 der ersteren Art, und dies ist übrigens auch mit den Blüten 1 und 2 der Fall, wenn man nur davon absieht, dass hier ein mit ⊙ bezeichnetes Staubblatt an der Stelle hinzugekommen ist, wo eine äussere Staubblattgruppe an eine innere grenzt. Zu dem Androeceum der drei übrigen untersuchten Blüten gibt es zwar in dem untersuchten Material von *A. mexicana* kein vollkommenes Gegenstück, dass jedoch dies nur auf eine andere Kombination sonst ganz identischer Strukturverhältnisse zurückzuführen ist, lässt sich ohne Weiteres einsehen.

Wie soeben erwähnt, findet man in Diagr. 1 und 2 von *A. platyceras* ein mit ⊙ be-

zeichnetes Staubblatt an der Grenzlinie zwischen einer äusseren und einer inneren Staminalgruppe. Etwas entsprechendes findet sich in Diagr. 5 und 10 von *A. mexicana*. Da in diesen sämtlichen Fällen die betreffenden Staubblätter den innersten Androecealgliedern der Blüte angehören, ist ihre Stellung unzweifelhaft in der gleichen Weise wie bei den früher behandelten Gattungen zu erklären; siehe z. B. die schematische Figur 14, Seite 43.

Gynaeceum.

Es ist bereits erwähnt worden, dass die Zahl der Karpiden zwischen 3 und 6 wech selt. Fusshohe Individuen der untersuchten Arten haben nur 3 oder 4 Karpiden, und die Zahl 3 ist offenbar als die für die trimere Blüte normale anzusehen. — Wir haben nun hier zu untersuchen einerseits die Stellungsverhältnisse der Karpiden, andrerseits das Entstehen des pleiomeren Pistills aus dem mit den übrigen Blütenkreisen isomeren.

Da ein Teil der beigefügten Diagramme nicht das Ovar durchschnitten zeigen, sondern nur das Aussehen der Narbenscheibe von oben angeben, ist in bezug auf die Frage von der Karpidstellung daran zu erinnern, dass die Narbenlappen stets über die Plazenten fallen; die Karpiden wechseln also mit den Narbenlappen ab. — Mustern wir nun die Orientierung des trimeren Pistills in den 15 Blüten, an welchen auch die übrigen Kreise trimer sind (Diagr. 3, 9, 10, 12, 15—21, 27 und 30 von *A. mexicana* sowie Diagr. 2 und 4 von *A. platyceras*), so finden wir, dass, mit Ausnahme von Diagr. 27 und 30, die Karpiden immer eine alternisepale Stellung einnehmen d. h. mit den inneren Staubblattgruppen abwechseln. — Dass die Fruchtblätter, unabhängig von der Zahl und Stellung der Staubblätter, sich bei Isomerie in der erwähnten Weise verhalten, muss ja als eine wichtige Stütze für die oben ausgesprochene Ansicht, dass das normal entwickelte Androeceum aus zwei Kreisen primitiver Anlagen zusammengesetzt ist, betrachtet werden. Diagr. 27 und 30 weichen zwar von der erwähnten Regel ab, indem die Karpiden hier episepal stehen; in diesen Blüten fehlt aber jede Spur des inneren Androecealkreises, und der fragliche Ausnahmefall in der Karpidenstellung ist offenbar dadurch hervorgerufen. Bei den folgenden trimeren Gattungen, wo dieser Androecealquirl entweder ganz unterdrückt oder jedenfalls viel schwächer als der äussere ist, werden wir nämlich sehen, dass die Karpiden konstant mit dem letzteren alternieren und folglich episepal stehen. — Dass die drei Karpiden in Blüten, wo Dimerie im Perianth oder Androeceum herrscht (vergl. z. B. Diagr. 6, 7 und 24 von *A. mexicana*), wechselnde Stellung aufweisen, verringert natürlich keineswegs die Bedeutung der soeben angegebenen Regel.

Wie Pleiomerie im Pistill zustandekommt, zeigt uns beispielsw. Diagr. 6 von *A. platyceras*. Die Narbenscheibe besteht hier aus drei grösseren Lappen in ungefähr derselben Stellung wie in Diagr. 2 und 4 und einem vierten bedeutend kleineren Lappen, der sich zwischen den beiden meist divergierenden der grösseren befindet. Ein Querschnitt durch das Ovar der betreffenden Blüte zeigte mitten unter dem kleineren Lappen eine schwache Plazentarleiste, die nur eine geringe Anzahl, fast in eine einzelne Reihe angeordneter Eichen trug. Gehen wir von einem dreizähligen Pistill mit der in Diagr.

2 und 4 angegebenen Stellung aus, so muss offenbar das in Diagr. 6 befindliche einen Übergang zu einem vierzähligen repräsentieren. Die eingetretene Veränderung besteht darin, dass von den drei ursprünglichen Karpiden das zwischen den meist divergierenden Narbenlappen stehende eine grössere Breite erhalten hat und seiner Mittellinie entlang mit Gefässbündeln von dem marginalen Typus versehen worden ist; mit anderen Worten, das Karpid hat angefangen, sich zu spalten, wobei in der Spaltungslinie sowohl eine schwache Plazenta, als ein unbedeutender vierter Narbenlappen angelegt worden ist. Wäre die angefangene Prozedur, welche sich offenbar in Übereinstimmung mit der schematischen Fig. 10 A, S. 34, vollzieht, zu Ende geführt, hätte sich sicherlich als Resultat ein vierzähliges Pistill mit der in Diagr. 1 und 3 vorkommenden Orientierung ergeben. Hätte sich dagegen dieselbe Erscheinung z. B. vorn in der Mediane in Diagr. 4 eingestellt, so hätten wir unzweifelhaft die vier Narbenloben wie in Diagr. 5 gestellt finden müssen. Schon hieraus ergibt sich deutlich, dass in pleiomeren Pistillen die Karpidstellung wechseln muss. — Das Diagr. 23 von *A. mexicana* stellt ebenfalls eine Mittelstufe zwischen drei- und vierzähligem Pistill dar, indem die untere Plazenta zwei scharf geschiedene Hälften zeigt, von denen jede nur eine Reihe Eier trägt, und in den dimeren Diagr. 25 & 28 derselben Spezies treten uns Übergänge zwischen einem zweizähligen und einem vierzähligen Pistill entgegen. — Dass sich auch das fünf- und sechszählige Gynaeceum ohne Schwierigkeit aus dem mit den übrigen Kreisen der Blüte isomeren herleiten lässt, ist ohne Weiteres klar.

Aus dem Angeführten ergibt sich, dass der Blütenbau von *Argemone* folgender Formel entspricht:

$$S\,3, C\,3 + 3, A\,3^{m} \cdot 3^{m-n}, G\,3.$$

Zu bemerken ist jedoch vor Allem, dass im Perianth und Androeceum die Zahl 3 sehr oft gegen 2 vertauscht ist, und zwar besonders bei schwach entwickelten Individuen, und ferner dass das Gynaeceum, offenbar infolge von Spaltungsprozessen, sehr oft 4—6-zählig auftritt. Der Wert von m wechselt bedeutend und kann bis 2 herabgehen; n ist eine verhältnismässig hohe Zahl und kann zuweilen = m sein, in welchem Fall der innere Androecealkreis also unterdrückt ist. Dass sowohl m wie n sehr oft an verschiedenen Stellen derselben Blüte verschiedene Werte haben können, ist auch hervorzuheben.

Canbya Parry.

Diese Gattung umfasst zwei kleine, einjährige, *Sagina*-ähnliche Arten, *C. candida* Parry und *C. aurea* Watson, die beide im Wüsten- und Steppengebiet des pazifischen Nordamerika zuhause sind. Keine derselben habe ich in lebendem Zustande untersuchen können, durch freundliche Vermittlung Professor W. Setchell's erhielt ich jedoch frisch eingesammeltes und kaum gepresstes Material von *C. candida* aus Mohave Desert in Californien, und Herr J. Bornmüller ist so freundlich gewesen, mir aus dem »Herbarium Haussknecht» einige Blütenknospen der *C. aurea* zu überlassen. Nach Aufweichung

in Milchsäure haben die Knospen beider Arten, und zwar besonders der *C. candida*, ihre ursprüngliche Form wieder angenommen, und nach Einbettung in Paraffin lieferten sie ein für die Untersuchung ausgezeichnetes Mikrotommaterial. Von *C. candida* habe ich 57 so behandelte ältere und jüngere Blütenknospen, von *C. aurea* 7 untersuchen können.

Der dichtblätterige Stengel ist fast unmittelbar über dem Grunde in eine grosse Anzahl dicht zusammengedrängter Zweige aufgelöst, die unten zwei transversale oder schräg rückwärts gewandte, krautige Vorblätter tragen und darauf in einen 1—5 cm langen Blütenstiel auslaufen. Die Blüte, deren Durchmesser nur 3—6 mm erreicht, ist fast immer dreizählig; wie sich aus den Diagrammserien, Taf. 24, ergibt, habe ich jedoch von jeder Art eine Blüte mit Vierzahl im Perianth und Androeceum angetroffen, und in ein paar anderen war das Gynaeceum vierzählig.

Von den fast häutigen, breit ovalen und beim Aufspringen der Knospe abfallenden Kelchblättern steht bei Dreizahl das eine hinten in der Mediane. Bei *C. aurea* habe ich in einigen Fällen (siehe Diagr. 1—3) klappige oder sogar offene Präfloration des Kelches gefunden; sonst decken die Sepalen einander konstant mit der rechten Kante.

Die Kronblätter, die bei *C. candida* milchweiss, bei *C. aurea* orangefarben sind, bleiben eigentümlicherweise bei der ersteren Art bis zur Fruchtreife sitzen. Die Blätter des äusseren Quirls umfassen immer die des inneren. Die demselben Wirtel angehörenden Blätter kommen dagegen selten mit einander in Berührung. Nur in zwei Blüten der *C. candida* habe ich also die äusseren Petalen einander deckend gefunden, und nur in der einen war dasselbe mit den inneren der Fall; die Deckungsweise ist aus Diagr. 1 und 2 ersichtlich.

Androeceum.

Die einzige bisher vorliegende Angabe über den Bau des Androeceums scheint die von Eichler (1878, II, 190) zu sein, nach welcher die Gattung »6—9 Stamina, im Falle von 6 der Abbildung nach (siehe Asa Gray in Botanical Contributions V, p. 51 Tab. 1 [aus Proceedings of the American Academy of arts and sciences, Vol. XII, 1876]) mit den Petalen alternirend» besitzt. Bei einer oberflächlichen Musterung scheint diese Angabe richtig zu sein, da, wenn sechs Staubblätter vorhanden sind, ihre Insertionspunkte in der Regel von einander vollkommen gleich weit entfernt sind, was natürlich den Eindruck hervorruft, dass sie mit den Petalen alternieren. Tatsächlich stehen aber die Staubblätter nicht exakt in den Kronblattintervallen sondern eher mitten vor den Rändern der äusseren Kronblätter, da aber diese Petalen an ihrer Basis etwas breiter sind als die inneren, entsteht die erwähnte Äquidistanz, die also die paarweise Anordnung der Staubblätter verdeckt. Dass die Staubblätter wirklich bei Sechszahl paarweise innerhalb der äusseren Kronblätter stehen, wird durch die Tatsache bekräftigt, dass in vier verschiedenen Blüten von *C. candida* (siehe Diagr. 6) zwei über einem solchen Kronblatt stehende Staubblätter am Grunde, bzw. gegen die Mitte der Filamente hinauf, vereint angetroffen worden sind, sowie auch dadurch dass in dem tetrameren Diagr. 1 derselben Art ein einzelnes Staubblatt sich in der Mittellinie eines solchen Kronblattes befindet. Allerdings lässt sich in drei anderen Blüten derselben Spezies eine Vereinigung

von Staubblättern konstatieren, die verschiedenen Paaren angehören. Da jedoch letztere Erscheinung durch besondere Umstände hervorgerufen ist, die weiter unten behandelt werden, so verringert sie keineswegs die Bedeutung des soeben erwähnten Verhältnisses, dem im Gegenteil ein um so grösseres Gewicht beizulegen ist, weil es bei *Meconella oregana*, wo der Blütenbau wesentlich derselbe ist, so oft auftritt, dass es fast zur Regel geworden ist. – Sechs Staubblätter sind nun als das für die betreffende Gattung normale zu betrachten, da von den untersuchten Blüten von *C. candida* 48 und von *C. aurea* 3 diese Zahl besitzen. Das Androeceum besteht also in normalen Fällen nur aus einem einzigen Kreis, dessen Glieder den drei äusseren Petalen paarweise entgegengesetzt stehen; ein den inneren Kronblättern opponierter Androecealkreis ist meist nicht zugegen. Ein entsprechendes Verhältnis weist die Blüte auf, wenn sie, wie es zuweilen vorkommt, tetramer auftritt. In Diagr. 1 von *C. aurea* trifft man also 8 Staubblätter, paarweise innerhalb der vier äusseren Petalen angeordnet; ebenso verhält es sich in Diagr. 1 von *C. candida*, mit dem Unterschied jedoch, dass innerhalb eines dieser Kronblätter die Verdopplung unterblieben ist: dem Staminalpaar entspricht hier, wie bereits besprochen, ein einziger exakt in der Mittellinie des Kronblattes stehender Staubfaden. – Zuweilen kann in einem Staminalpaar das eine Glied fehlschlagen: dies ist offenbar der Fall in Diagr. 7 von *C. candida*, wo man innerhalb des unteren Kronblattes ein Staubblatt zur Seite der Mittellinie des Blattes findet.

Es wurde oben erwähnt, dass das Androeceum in gewöhnlichen Fällen nur aus einem einzigen, den äusseren Petalen opponierten Kreis besteht. Zuweilen lässt sich jedoch auch der bei allen vorher behandelten Gattungen vorkommende innere Androecealquirl antreffen. Er tritt jedoch hier nie doubliert auf, sondern ist immer durch ungepaarte, in die Mittellinie der inneren Kronblätter fallende Staubblätter vertreten. Der betreffende Kreis, der etwas weiter hinein gegen das Zentrum der Blüte inseriert ist, und der sich zugleich durch eine etwas grössere Länge der Filamente auszeichnet, ist in den zwei Blüten der *C. aurea* vollständig, denen Diagr. 2 entspricht, dagegen unvollständig in Diagr. 3 derselben Art. Bei *C. candida* sind an dem untersuchten Material Reste desselben nur in drei Blüten zugegen, nämlich oben in Diagr. 2 und 3; das rechts unten befindliche Staubblatt in Diagr. 9 und 10 gehört dagegen, wie weiter unten nachzuweisen ist, nicht dem inneren Androecealkreis an, und ebenso wenig ist dies der Fall mit den zwei in der ganzen Länge der Filamente vereinigten Staubblättern oben in Diagr. 8.

Ausser den jetzt behandelten Staubblättern enthält das Androeceum in den beiden Diagr. 2 von *C. aurea* entsprechenden Blüten noch weitere drei. Mitten vor den äusseren Petalen ist nämlich hier zwischen den beiden Gliedern eines Staminalpaares ein drittes Staubblatt hinzugekommen, und ebenso verhält es sich übrigens an zwei Stellen in Diagr. 3 derselben Art. Diese Staubblätter sind ungefähr von derselben Länge wie die Glieder des inneren Androecealkreises und sind etwas weiter als diese gegen das Zentrum der Blüte hin inseriert. Es liesse sich ja denken, dass sie einen dritten Quirl ausmachten, und dies um so mehr weil die Karpiden mit ihnen alternieren und dem inneren Androecealkreis opponiert stehen. Da jedoch diese Karpidstellung nicht nur diesen Blüten zukommt, sondern für das ganze untersuchte *Canbya*-Material charakteristisch ist (gleichwie für die zwei folgenden Gattungen), ist offenbar darin keine Stütze für die Auffassung dieser

Staubblätter als Vertreter eines selbständigen dritten Kreises anzunehmen. Ein Vergleich mit einer beliebigen der früher behandelten Gattungen lässt es im Gegenteil mehr als wahrscheinlich erscheinen, dass sie dem äusseren Androecealkreis angehören, der somit auch bei *Canbya* zuweilen aus dreigliedrigen Gruppen bestehen kann, und durch das Verhalten der Gattung *Hesperomecon* werden wir dies noch weiter bekräftigt finden. Das Androeceum von *Canbya* ist also aufzufassen als aus 3 + 3 (oder in tetrameren Blüten 4 + 4) mit den Perianthkreisen alternierenden Anlagen zusammengesetzt, von denen die äusseren gewöhnlich durch gepaarte Staubbätter vertreten sind, seltener aber durch dreigliedrige Staminalgruppen oder einzelne Staubblätter, während die inneren Anlagen in der Regel vollkommen steril oder höchstens durch ein einziges ungepaartes Glied vertreten sind.

Es erübrigt jedoch noch die Stellungsverhältnisse der Staubblätter in den Diagr. 8, 9, 10 von *C. candida* aufzuklären. Im letzteren Diagramm findet sich mitten vor einem der inneren Kronblätter ein Staubblatt, das man wohl infolge seiner Stellung geneigt sein könnte als dem inneren Androecealkreis angehörend aufzufassen, was aber wiederum befremdend sein würde, da dieser Kreis sonst nicht in Blüten vertreten ist, in denen der äussere Androecealquirl defekt ist. Die Sachlage ist auch tatsächlich eine ganz andere. Das erwähnte Staubblatt entspricht offenbar dem, das in Diagr. 9 denselben Platz einnimmt, und das sich durch zwei Gefässbündel im Filament und eine doppelt breitere und mit sechs Pollenfächern versehene Anthere auszeichnet, von denen die beiden mittleren sehr gross sind. Dieses Doppelstaubblatt ist unzweifelhaft seinerseits mit den beiden oben in Diagr. 8 befindlichen Antheren identisch, welche einem gemeinsamen und mit zwei Gefässbündeln versehenen Filament aufsitzen. Da nun dieses Filament genau auf derselben Höhe wie die übrigen Staubblätter der Blüte inseriert ist und dieselbe Länge wie diese besitzt, kann darüber kein Zweifel walten, dass das betreffende Organ dem äusseren Androecealquirl angehört und dadurch entstanden ist, dass zwei seiner Glieder an einander gerückt und, obgleich sie verschiedenen Paaren angehören, teilweise mitten vor einem der inneren Kronblätter mit einander verschmolzen sind. In Diagr. 9 ist die Verschmelzung auch im Antherenteil angefangen, in Diagr. 10 ist der Prozess ganz zu Ende geführt. Bei *Bocconia frutescens* begegnete uns schon ganz dieselbe Erscheinung, indem die vier alternisepalen Paaren angehörenden Androecealglieder in zahlreichen Blüten zu zwei episepalen Staubblättern verschmolzen waren (vergl. Seite 89 sowie Diagr. 52—61, Taf. 22). Die *Bocconia*-Blüten, bei denen die fragliche Erscheinung eingetreten ist, befinden sich alle auf einem Reduktionsstadium, das sich unter Anderem dadurch auszeichnet, dass die inneren (staubblattähnlichen) Petalen verschwunden sind, und die Umlagerungsprozedur lässt sich hier als ein Bestreben der Pflanze in einfachster Weise die durch den Wegfall der Kronblätter in der Blüte entstandenen Lücken zu füllen erklären. Bei den drei fraglichen Blüten von *Canbya candida* konstatiert man nun, dass gerade das der inneren Kronblätter, vor welchem der erwähnte Verschmelzungsprozess eingetreten, eine geringere Breite als die übrigen hat; besonders ist dies in Diagr. 10 der Fall, wo auch die Verschmelzung der Staubblätter vollständig ist. Bei *Canbya* ist demnach der Verschmelzungsprozess unzweifelhaft dadurch hervorgerufen, dass das aussenvor stehende Kronblatt im Begriff ist zu abortieren, und dass er tat-

sächlich hat eintreten können, ist offenbar davon abhängig, dass, wie bereits hervorgehoben, in der hexandrischen Blüte die verschiedenen Staubblätter in gleicher Entfernung von einander stehen, wie es ja auch mit den vier Staubblättern von *Bocconia* der Fall war.

Gynaeceum.

In Übereinstimmung damit, dass Trimerie normal im Perianth und Androeceum herrschend ist, besteht das Pistill fast konstant aus drei Karpiden; nur in zwei Blüten von *C. candida* (Diagr. 2 und 4) sind vier angetroffen worden. Zum Unterschied von allen bisher behandelten Gattungen, aber in Übereinstimmung mit den beiden zunächst folgenden, stehen die drei Karpiden episepal.[1] Sie alternieren also mit dem äusseren Androecealquirl und sind dem inneren opponiert, selbst wenn dieser vollständig entwickelt ist, wie in Diagr. 2 von *C. aurea*. Mit Rücksicht auf ihre Orientierung verhalten sich folglich die Karpiden so, als ob das Androeceum stets nur aus einem einzigen Quirl bestände und zwar dem äusseren. Letzteres kann ja tatsächlich in bezug auf *C. candida* behauptet werden, indem von 57 untersuchten Blüten 54 jeder Spur des inneren Staminalkreises entbehren, während die übrigen bloss eins seiner drei Glieder entwickelt aufzuweisen haben. Dass sich die Karpiden unter solchen Umständen bei dieser Spezies episepal, d. h. in Alternation mit den drei Staminalpaaren, gestellt haben, ist um so leichter zu verstehen, da uns bei gewissen anderen Gattungen ganz dieselbe Erscheinung begegnet, und zwar gerade in Blüten, die durch experimentelle Anordnung auf die einfache Stufe gebracht worden sind, wo sich die Blüten der betreffenden *Canbya*-Art normal befinden. In Diagr. 56—59 von *Roemeria* und Diagr. 22 von *Glaucium*, die, abgesehen von der Dimerie, ganz denselben Bau wie die fraglichen *Canbya*-Blüten zeigen, haben sich nämlich die beiden sonst alternisepalen Karpiden infolge des Verschwindens des inneren Androecealquirls episepal gestellt. — Was wiederum den Umstand betrifft, dass die Fruchtblätter auch in den Blüten von *Canbya aurea*, wo der innere Androecealquirl vorhanden ist (siehe Diagr. 2 und 3), episepale Stellung haben, so ist dies offenbar dadurch bedingt, dass dieser letztere Quirl bedeutend schwächer entwickelt ist als der äussere. Die Disproportion ist bei *Canbya* nicht besonders auffällig, weil hier die äusseren Androecealanlagen höchstens dreigliedrig auftreten; desto schärfer tritt sie bei der analog gebauten Gattung *Hesperomecon* hervor, wo jede dieser Anlagen bis sechs Staubblätter enthält, während die inneren nur aus einem einzigen bestehen. Dass es die äusseren Androecealanlagen sind, die bei letzterer Gattung auf die Orientierung der Karpiden bestimmend einwirken, lässt sich leicht verstehen, weil die am spätesten entwickelten Glieder dieser Anlagen bedeutend weiter gegen das Zentrum der Blüte hin inseriert sind als der innere Androecealkreis (siehe die zu *Hesperomecon* gehörende Diagrammserie). Dasselbe ist nun, obgleich in geringerem Grade, mit dem mittleren Staubblatt der drei äusseren Staminalgruppen von *Canbya aurea* der Fall, und somit ist die Karpidstellung auch in bezug auf Diagr. 2 und 3 dieser Spezies als genügend erklärt zu betrachten.

Im Übrigen ist das Gynaeceum betreffend nur hervorzuheben, dass das eiförmige Ovar einfächerig, mit mehrsamigen, kaum hervortretenden Plazenten ist, dass ein Griffel

[1] Fedde (1909, 36) gibt irrtümlich an, dass sie alternisepal sind.

vollkommen fehlt und dass das Ovar am oberen Drittel mit 3 (oder 4), über den Plazentarleisten herablaufenden Narbenstrahlen ausgestattet ist, welche tief gefurcht sind, und von denen jeder zwei neben einander liegende papillöse Karpidränder repräsentiert. Diagr. 1—4 der *C. aurea*, die die obere Region des Pistills in verschiedener Höhe durchschnitten zeigen, tragen weiter zur Beleuchtung dieser Verhältnisse bei. Die Dehiszenz der Kapsel ist ungefähr wie bei *Argemone*, indem sich die drei (oder vier) Klappen zur Mitte oder fast bis zum Grund von den zurückbleibenden schmalen Plazentarleisten ablösen, die, wie erwähnt, in ihrem oberen Teil von den papillösen Narbenstrahlen bedeckt sind.

In Übereinstimmung mit dem Angeführten wird die Formel des Blütenbaues von *Canbya* die folgende:

$$S\ 3,\ C\ 3 + 3,\ A\ 3^{m}\ (+ 3),\ G\ 3.$$

In dieser Formel ist m = 2 oder zuweilen 3, äusserst selten = 1 (so unten in Diagr. 1 von *C. candida*). Der innere Androecealkreis fehlt gewöhnlich ganz, und wenn er zuweilen vorhanden ist, sind seine Anlagen durch einfache Staubblätter vertreten. Im Zusammenhang hiermit stehen die Karpiden episepal, d. h. in Alternation mit dem äusseren Androecealkreis. — Die Zahl 3 kann in sämtlichen Kreisen, wenngleich auch nicht in ein und derselben Blüte, ausnahmsweise gegen 4 vertauscht sein.

Meconella Nutt.

Die Gattung *Meconella* besteht aus sechs annuellen Arten, die alle dem pazifischen Nordamerika angehören. Ich habe vier von diesen untersucht, nämlich *M. californica* Torr., *M. oregana* Nutt., *M. octandra* Greene und *M. denticulata* Greene. Von der ersteren Art gelang es mir im botanischen Garten in Lund aus Samen aus Californien einige wenige Individuen aufzuziehen. Was die übrigen betrifft, war ich dagegen auf Herbarmaterial angewiesen, das mir gütigst von Dr. P. A. Rydberg in New-York und Professor W. Trelease in St. Louis zur Verfügung gestellt wurde. Auch dieses Material hat sich jedoch grösstenteils als für die vorliegende Untersuchung vollkommen verwendbar erwiesen, da die bei diesen Arten ganz kleinen Blütenknospen nach Aufweichung in Milchsäure ihre natürliche Form wieder angenommen haben. — Die beigefügten Diagramme (siehe Taf. 25), welche zusammen 86 untersuchten Blüten entsprechen, sind sämtlich nach Mikrotomschnitten gezeichnet worden.

Die Verzweigung ist bei sämtlichen Arten, obgleich weniger dicht, dieselbe wie bei *Canbya*. Aus einer Blattachsel jeder relativen Hauptachse geht also ein verlängerter Blütenstiel aus, der am Grunde mit zwei transversalen oder schräg rückwärtsgerichteten krautigen Vorblättern versehen ist.

Die Blüte, die bei *M. californica* 7—12 mm, bei den übrigen untersuchten Arten aber nur 5—7 mm im Durchmesser hat, hat fast immer trimeren Bau. Bei *M. oregana* wurden jedoch von 37 Blüten zwei durchgehends tetramer gefunden (Diagr. 16 und 17), und zwei hatten Dimerie im Perianth und Androeceum aufzuweisen (Diagr. 19 und 20); eine zeigt ausserdem Übergang zwischen Dimerie und Trimerie (Diagr. 18).

Von den drei fast häutigen und beim Aufspringen der Blütenknospe abfallenden Kelchblättern steht das eine hinten in der Mediane. Sämtliche decken fast immer mit der rechten Kante; nur in einer Blüte von *M. octandra* (Diagr. 3) deckt eins von ihnen mit beiden Rändern.

Die durchgehends weissen oder am Grunde gelblichen Kronblätter sind bei den kleinblütigen Arten länglich keilförmig, und die demselben Wirtel angehörenden kommen deshalb nicht mit einander in Berührung. Nur im äusseren Kronenquirl von *M. californica* ist in einigen Fällen (siehe Diagr. 1 und 2) Deckung beobachtet worden; so auch in einer Blüte von *M. oregana* (siehe Diagr. 13).

Die Krone betreffend ist ferner hervorzuheben, dass die inneren Petalen, die überhaupt nur unbedeutende Breite besitzen, oft eine Tendenz zum Abortieren zeigen. Hierbei ist stets die bei mehreren früher behandelten Gattungen konstatierte interessante Erscheinung wiederzufinden, dass sie vor ihrem vollständigen Verschwinden erst in Staubblätter umgebildet werden. Bei der verhältnismässig grossblütigen *M. californica* ist die betreffende Erscheinung nur in einer Blüte eines in Topfkultur aufgewachsenen Zwergindividuums beobachtet worden (siehe Diagr. 3): hier waren zwei der inneren Petalen schmal keilförmig mit filamentähnlichem Nagel, während das dritte als Staubblatt ausgebildet war, jedoch mit einem dreieckigen korollinischen Anhang an der Spitze der Anthere. Bei *M. oregana* und *M. denticulata* begegnet uns dagegen die Tendenz zum Abort schon bei wohlentwickelten, von natürlichen Standorten stammenden Exemplaren. In Diagr. 7 der *M. oregana* ist also eins der inneren Kronblätter schmal keilförmig und an seiner rinnenförmig ausgehöhlten Innenseite mit einer Leiste versehen, die ohne Zweifel als ein Anfang zur Antherenbildung aufzufassen ist. In Diagr. 13 derselben Art findet man nämlich ein ebensolches inneres Kronblatt innerhalb des einen Randes mit zwei Pollenfächern versehen. In Diagr. 10 und 15, wie auch in Diagr. 3 von *M. denticulata*, ist eins der inneren Petalen vollkommen in ein in jeder Hinsicht typisches Staubblatt umgewandelt, und in dem tetrameren Diagr. 16 von *M. oregana* sind zwei der inneren Kronblätter (die beiden unteren) ebenso umgebildet. Noch grösseres Interesse bietet das ebenfalls tetramere Diagr. 17 derselben Art dar. Rechts in der Blüte sind auch hier zwei innere Petalen durch typische Staubblätter ersetzt, links ist aber die Prozedur noch weiter fortgeschritten, indem die beiden inneren Petalen vollständig abortiert sind; in der fraglichen Blüte ist ausserdem noch eins der äusseren Kronblätter in ein Staubblatt umgewandelt, das von den wirklichen Androecealgliedern nur dadurch abweicht, dass das Filament etwas kürzer ist.

Androeceum.

Über das Androeceum von *Meconella* liegen bisher keine nähere Angaben vor. Wie wir sehen werden, weist jedoch dieses Organkomplex Verhältnisse auf, die besser als bei irgend welcher anderen Gattung zeigen, wie die Papaveroideen-Blüte tatsächlich zu deuten ist.

Bei zwei der untersuchten Arten, nämlich *M. oregana* und *M. denticulata*, steigt die Anzahl der Staubblätter nicht über sechs. Zugleich lassen sich diese Arten als nor-

mal hexandrisch auffassen; wenigstens gilt dies von *M. denticulata*, indem von 26 untersuchten Blüten 24 sechs Staubblätter besitzen. *M. octandra* bildet den Übergang zu *M. californica*, wo die Staubblattzahl bei normal entwickelten Individuen konstant 12 zu sein scheint.

Wir werden zuerst *M. oregana* und *M. denticulata* behandeln. Der für diese Arten typische Blütenbau ist, in Übereinstimmung mit dem soeben Erwähnten, in Diagr. 1 dargestellt. Aus diesem Diagramm ist ersichtlich, dass die sechs Staubblätter erstens in gleicher Höhe stehen und also einem einzigen Kreis angehören, und ferner dass sie paarweise innerhalb der äusseren Petalen angeordnet sind. Tatsächlich zeigen die zahlreichen Schnittserien, dass sich die Insertionspunkte der Staubblätter nicht wie bei *Canbya* in gleicher Entfernung von einander befinden, sondern dass sie zu je zweien mitten vor den äusseren Kronblättern gelegen sind (vgl. den durch die Filamente geführten Schnitt auf Taf. 3, Fig. 18), und wenn man den betreffenden Gefässbündeln in ihrem Verlauf durch die Blütenachse folgt, wird die paarweise Anordnung der Staubblätter noch deutlicher, indem die Bündel zu je zweien von drei Punkten ausgehen, die mitten vor den äusseren Petalen liegen. In ganz entsprechender Weise verhält es sich in den beiden dimeren Blüten von *M. oregana*, die in Diagr. 19 und 20 abgebildet sind. Das Androeceum von *M. oregana* und *M. denticulata* besteht also aus einem einzigen Quirl, der sich ganz unzweideutig aus drei (oder bei Dimerie aus zwei) Staminalpaaren zusammensetzt, welche mitten vor den Blättern des äusseren Kronenquirls stehen.

Wir wollen nun in Einzelheiten prüfen, in welcher Weise sich die beiden Glieder der Staminalpaare in den zahlreichen übrigen Diagrammen unter einander verhalten.

In der einen der durch Diagr. 2 vertretenen Blüten, sind die dem unteren Paare angehörenden Glieder einander so stark genähert, dass die Insertionspunkte zusammenfliessen, und in der anderen finden sich die Filamente in mehr als der halben Länge vereint vor. In den beiden durch Diagr. 3 repräsentierten Blüten ist die Vereinigung noch enger, indem die zwei Antheren in der einen Blüte einem gemeinsamen, von zwei Gefässbündeln durchzogenen Filament aufsitzen, und in der anderen sogar selbst mit einander am Grunde verschmolzen sind. In Diagr. 4 treten auch die Antheren in ihrer ganzen Länge vereint auf; das Filament besitzt jedoch immer noch doppelte Breite sowie zwei Gefässbündel, und die Anthere zeigt sechs Pollenfächer, von welchen die mittleren ungewöhnliche Grösse besitzen. In fünf von den sechs Blüten, deren Bau durch Diagr. 5 illustriert wird, findet sich nur ein Gefässbündel im Filament, das jedoch gleich dem Konnektiv etwas breiter als gewöhnlich ist; in der sechsten hingegen ist nichts zurückgeblieben, das die Duplizität des fraglichen Organs verrät. — In Diagr. 6 und 7 ist das untere Staminalpaar durch ein Staubblatt vertreten, welches wie in den fünf soeben erwähnten Blüten gebaut ist, daneben findet man aber die zwei Glieder eines anderen Staminalpaares (links oben) mehr oder weniger intim vereint: in Diagr. 6 so, dass das Filament nur an der Spitze gespalten ist, in Diagr. 7 so, dass eine gemeinsame und mit sechs Pollenfächern ausgerüstete Anthere entstanden ist. Diagr. 8 bildet den Übergang zu Diagr. 9 und 10, wo gleichwie in Diagr. 11—15 und Diagr. 2 und 3 von *M. denticulata* beide bezüglichen Staminalpaare durch

ein seiner Ausbildung nach vollkommen einfaches Staubblatt vertreten sind. — Die Glieder des dritten Staminalpaares treten in Diagr. 11 im Filamentteil vereint auf, und in Diagr. 12 und 13 haben sie eine gemeinsame sechsfächerige Anthere. Schliesslich findet man in Diagr. 14 und 15 alle drei Staminalpaare durch einfache mitten vor den äusseren Petalen stehende Staubblätter ersetzt. Ganz dasselbe ist der Fall mit den vier Staminalpaaren in dem tetrameren Diagr. 16 und mit dem einzigen in Diagr. 17 vorhandenen. — Dass die Glieder der Staminalpaare Neigung zeigen zu einfachen Staubblättern zusammenzufliessen, lässt sich natürlich als eine Reduktionserscheinung auffassen, da aber diese Tendenz bei *M. oregana* so allgemein ist, dass sie in 24 der untersuchten 37 Blüten zu konstatieren war, und da diese sämtlich wohlentwickelten, von natürlichen Standorten stammenden Pflanzen angehörten, gibt sie jedenfalls eine besonders kräftige Stütze für die Auffassung ab, dass der äussere Androecealkreis nicht nur bei den hier zunächst in Frage stehenden *Meconella*-Arten, sondern bei den *Papaveroideae* überhaupt, bei Trimerie aus drei, bei Dimerie aus zwei den äusseren Kronblättern opponierten primitiven Anlagen besteht. Bei der Mehrzahl der früher behandelten Gattungen haben wir gesehen, dass die Anlagen des inneren Androecealkreises entweder normal oder infolge experimenteller Anordnungen durch ein einziges unpaares Staubblatt vertreten sein können. Äusserst selten hat sich dagegen dies mit den äusseren Anlagen gezeigt, indem diese selbst bei ausgeprägten Hungerformen und bei den kleinblütigen Gattungen *Macleaya* und *Bocconia* fast immer entweder wenigstens zweigliedrig aufgetreten oder auch ganz steril gewesen sind.

Bei *M. californica* ist fast immer auch ein innerer Staminalkreis vorhanden: ein solcher fehlt nur in der von einem kultivierten Zwergexemplar stammenden Blüte, die in Diagr. 3 abgebildet ist.[1] Dieser innere Androecealkreis besteht jedoch hier stets aus einzelnen, in die Mittellinie der inneren Petalen fallenden Staubblättern und zeigt somit konstant die Ausbildung, die wir bei sämtlichen Gattungen als die auch für den äusseren Quirl ursprüngliche bezeichnet haben und die wir tatsächlich in einigen Blüten der *M. oregana* realisiert gesehen haben. In gleicher Weise ist der innere Kreis bei *M. octandra* ausgebildet, wenn er auch nur in Diagr. 1 und 2 vollständig auftritt. Bei beiden Arten sind seine Glieder nicht unbedeutend länger als die des äusseren Kreises und zugleich etwas weiter gegen das Zentrum der Blüte hin inseriert.

Ausser den bisher behandelten Staubblättern findet man bei *M. californica* fast konstant noch weitere drei, die mit den letzterwähnten von gleicher Länge sind, deren Insertionspunkte sich aber noch etwas weiter nach innen befinden. Diese Staubblätter, welche in Diagr. 1 und 2 von *M. octandra* wiederzufinden sind (im letzteren Diagramm fehlt jedoch eins von ihnen), haben ihren Platz mitten vor den äusseren Kronblättern und liegen folglich zwischen den beiden Gliedern im Staminalpaar des äusseren Androecealkreises. Dass sie mit diesen zusammengehören und keinen selbständigen dritten Kreis repräsentieren, wird beim Vergleich mit anderen Gattungen unzweifelhaft:

[1] In dieser Blüte ist übrigens eine der äusseren Anlagen durch ein einziges unpaariges Staubblatt vertreten.

es wird übrigens auch dadurch bekräftigt, dass in Diagr. 2 von *M. octandra* ein solches Staubblatt am Grunde mit einem dieser Glieder vereint ist. Die äusseren Androeceal-anlagen treten also bei *M. californica* normal und bei *M. octandra* zuweilen dreigliedrig auf.

Gynaeceum.

In den beiden Blüten von *M. oregana*, deren Perianth und Androeceum tetramer sind (siehe Diagr. 16 und 17), ist Vierzahl auch im Pistill vorhanden. Sonst setzt sich das Gynaeceum bei sämtlichen Arten aus drei Karpiden zusammen. Dies ist auch in Diagr. 19 und 20 von *M. oregana* der Fall, wo die übrigen Quirle der Blüte dimer sind. Jedoch lässt sich konstatieren, dass in Diagr. 20 die beiden abwärts wendenden Karpiden schmäler sind als das obere, sowie dass die untere Plazenta nur eine sehr geringe Anzahl Samenanlagen trägt; das Pistill weist somit unzweifelhaft einen Übergang zur Dimerie auf, indem die beiden unteren Karpiden im Begriff sind zu einem zuverschmelzen.

Ebenso wie bei *Canbya* und der zunächst folgenden Gattung *Hesperomecon*, aber im Gegensatz zu allen übrigen bisher behandelten *Papaveroideae*, nehmen die Karpiden durchgehends episepale Stellung ein;[1] sie verhalten sich also, als ob das Androeceum monozyklisch wäre. Dass sie bei *M. oregana* und *M. denticulata* die erwähnte Orientierung zeigen, lässt sich leicht dadurch erklären, dass das Androeceum bei diesen Arten tatsächlich monozyklisch auftritt: ein innerer Staminalquirl ist hier nie vorhanden. Dass bei *M. californica* die Karpidstellung dieselbe ist, obwohl auch der innere Quirl hier zur Ausbildung gelangt, ist offenbar daraus zu erklären, dass dieser Quirl stets aus einfachen Staubblättern besteht, der äussere hingegen aus dreizähligen Gruppen, deren mittlere Glieder weiter einwärts inseriert sind als die des inneren Staminalkreises: infolgedessen hat auch hier der äussere Androecealquirl auf die Orientierung der Karpiden bestimmend eingewirkt (siehe hierüber weiter unter *Hesperomecon*).

Das Gynaeceum betreffend ist übrigens hervorzuheben, dass das spindelförmige Ovar einfächerig ist, mit schmalen, nicht hineinragenden Plazenten, die zahlreiche, in zwei oder mehr Reihen geordnete Samenanlagen tragen, und dass sich die Karpiden direkt zu zylindrischen, fadenförmigen, aber ziemlich kurzen Narben verlängern.[2] Die lineal zylindrische Frucht zeigt ausserdem eine von den vorher behandelten Gattungen abweichende Dehiszenz, indem sich die Fruchtblätter von der Spitze zur Basis ganz von einander ablösen; die Plazenten werden somit gespalten, so dass je eine Hälfte mit der Karpidkante verbunden bleibt.

Die Blütenformel der Gattung *Meconella* wird in Übereinstimmung mit dem Obigen die folgende:

$$S\ 3,\ C\ 3 + 3,\ A\ 3^{m} (+ 3),\ G\ \underline{3}.$$

Diese Formel betreffend ist zu bemerken, das m bei *M. californica*, und zuweilen auch bei *M. octandra*, den Wert 3 hat, während es bei den übrigen untersuchten Arten

[1] Fedde (1909, 36) gibt irrtümlich an, dass sie mit dem Kelch alternieren.

[2] Diagr. 3 und 4 von *M. octandra* zeigen die Spitze der Kapsel, bzw. die Narben im Durchschnitt.

entweder = 2 ist (so in der Regel bei *M. denticulata*) oder auch bis auf 1 sinkt (besonders bei *M. oregana*), und ferner dass der innere Androecealquirl entweder ganz fehlt, wie bei *M. oregana* und *M. denticulata*, oder auch aus einfachen Staubblättern besteht, was zur Folge hat, dass die Karpiden überall episepal stehen.

Hesperomecon Greene.

Auch diese Gattung, die aus einer Anzahl einander sehr nahe stehender kleinen Arten oder Formen besteht, gehört dem pazifischen Nordamerika an. Im hiesigen botanischen Garten habe ich lebende Exemplare des californischen *H. linearis* (Benth.) Greene aufgezogen, und die folgende Untersuchung ist auf 41 in Paraffin eingebettete und mikrotomierte Blütenknospen dieser Art begründet.

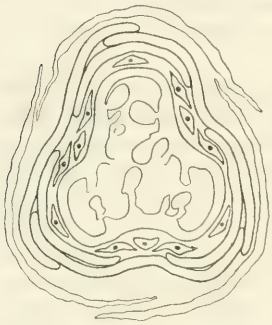


Fig. 24. — Mikrotomschnitt einer Blütenknospe von *Hesperomecon linearis*.

Die Blüte, die etwa 2 cm im Durchmesser hat und an der Basis ihres langen Stieles zwei transversale, etwas schräg rückwärts gerichtete, krautige Vorblätter besitzt, ist fast immer durch und durch trimer (s. Taf. 26): nur in Diagr. 12 kommt Dimerie im Kelchkreis vor, wie es scheint, weil die beiden unteren Sepalen verschmolzen sind.

Von den Kelchblättern steht das eine hinten in der Mediane; sämtliche decken einander konstant mit der rechten Kante.

In den beiden Kronkreisen ist die Präfloration dagegen sehr wechselnd, wie aus der Diagrammserie ersichtlich. — Was die Krone betrifft, ist sonst nur zu bemerken, dass in Diagr. 14 eins der inneren Petalen durch zwei schmälere ersetzt worden ist: eine Spaltung, analog der bei *Sanguinaria* normal vorkommenden, hat sich also hier ausnahmsweise vollzogen.

Androeceum.

Mit Rücksicht auf das Androeceum zeigt die vorliegende Pflanze grosse Ähnlichkeit mit der Gattung *Meconella* und zwar besonders mit *M. californica*. Ausnahmsweise ist also nur der äussere Androecealkreis vorhanden, und er ist dann, wie es Diagr. 29 zeigt, durch drei gegen die äusseren Kronblätter opponierte Staminalpaare vertreten. Ein so einfacher Bau scheint jedoch nur bei zwergartigen Individuen vorzukommen. Bei normal entwickelten enthält das Androeceum wenigstens 12 Staubblätter, und gleichwie bei der erwähnten *Meconella*-Art besteht dann der äussere Kreis aus dreigliedrigen Gruppen, der innere hingegen aus einfachen Staubblättern. Dieses Verhalten begegnet uns in den neun Blüten, die durch Diagr. 23—25 vertreten sind. (Vgl. den in nebenstehender Fig. 24 abgebildeten Mikrotomschnitt.) Übergänge zwischen den beiden erwähnten Typen zeigen Diagr. 26—28. — Meist besteht jedoch das Androeceum aus mehr als 12 Staubblättern. So ist in Diagr. 20—22 eine der äusseren Staminalgruppen durch Hinzukommen eines neuen Staubblattes mitten vor einem der

lateralen vierzählig geworden; in Diagr. 18 und 19 sind zwei dieser Gruppen in der gleichen Weise vierzählig, in Diagr. 14—16 alle drei. In Diagr. 10, 11, 13 und 17 tritt eine der betreffenden Gruppen fünfzählig auf, in Diagr. 7—9 zwei von ihnen (siehe auch Taf. 3, Fig. 19), und endlich sind in Diagr. 5 und 6 alle die äusseren Staminalgruppen, durch Hinzutreten neuer Glieder mitten vor jedem der lateralen, fünfzählig geworden. In Diagr. 1 und 2 schliesslich ist auch innerhalb des mittleren Gliedes ein neues Staubblatt hinzugekommen, so dass die äusseren Staminalgruppen hier sämtlich sechszählig sind. — Trotz dieser bedeutenden Vergrösserung der Staubblattzahl in den äusseren Staminalgruppen ist der innere Androeceal-kreis fast konstant nur durch einfache Staubblätter vertreten; auf Diagr. 1 und Diagr. 12 (oben), die Ausnahmen hiervon bilden, komme ich im Folgenden zurück.

Wir wollen jedoch vor der Hand etwas genauer untersuchen, wie sich die neu hinzutretenden Staubblätter zu den Initialgliedern der äusseren Staminalgruppen verhalten. Wir finden da gleich, dass in Diagr. 25 das Mittelstaubblatt der unteren Staminalgruppe im unteren Viertel des Filaments mit einem der seitlichen vereint ist. Weiter finden wir in der Staubblatt-Tetrade in Diagr. 22 das zu innerst stehende Glied am Grunde mit dem mittleren vereint. Eine Untersuchung des Gefässbündelverlaufes gibt ausserdem darüber Aufschluss, dass in den beiden oberen Staubblatt-Tetraden in Diagr. 14 das Gefässbündel des am längsten einwärts stehenden Staubblattes sich unmittelbar unter dem Insertionspunkt dem des mittleren anschliesst. In der oberen Staubblatt-Pentade in Diagr. 9 erscheinen in gleicher Weise die beiden inneren Glieder deutlich als Auszweigungen von dem mittleren. Auch in Diagr. 4 und 6 ist es, wie in den Zeichnungen angegeben, infolge des Gefässbündelverlaufs offenbar, dass in der einen Pentade eins der innersten Staubblätter als Zweig des mittleren entstanden ist. Es ist aber keineswegs immer vom Blattspurstrang des Mittelstaubblattes, dass sich die Auszweigung vollzieht. In Diagr. 13 sind es im Gegenteil die seitlichen Initialstaubblätter, welche durch Spaltung des Blattspurstranges die jüngsten Glieder hervorgebracht haben und zwar sowohl in der Pentade wie in der Tetrade; dasselbe ist der Fall in Diagr. 21, wo die Verzweigung so spät eingetreten ist, dass die beiden Staubblätter eine gemeinsame Basis bekommen haben. — Wenn wir die nun angeführten Tatsachen mit dem Umstand zusammenhalten, dass die zuletzt entstandenen Staubblätter — z. B. die sechs innersten in Diagr. 5 und 6 — nicht in den Intervallen der nächstälteren stehen, sondern mit den Initialgliedern der äusseren Staminalgruppen radiierende Reihen bilden (dies ist auch mit den drei innersten Staubblättern in Diagr. 1 und 2 der Fall), so ist es offenbar, dass die jüngeren Staubblätter nicht selbständige Kreise repräsentieren, sondern durch fortgesetzte Verzweigung innerhalb der äusseren Staminalgruppen entstanden sind. Das Androeceum von *Hesperomecon* besteht folglich aus 3 + 3 mit den Kronkreisen alternierenden primitiven Anlagen, von denen die äusseren mehr oder weniger stark gespalten, die inneren hingegen nahezu überall ungeteilt geblieben sind.

Nur in Diagr. 1 und oben in Diagr. 12 trifft man, wie bereits bemerkt, zwei Staubblätter innerhalb eines inneren Kronblattes. In Diagr. 12 stehen sie auf derselben Höhe, und da ihre Gefässbündel unmittelbar unter dem Insertionspunkt zusammenlaufen,

ist es unzweifelhaft, dass die Staubblattanlage hier eine Spaltung in tangentialer Richtung durchlaufen hat, ein Ausnahmefall der wahrscheinlich damit im Zusammenhang steht, dass das gegenüberstehende Kronblatt grössere Breite besitzt als die übrigen desselben Kreises. In Diagr. 1 steht dagegen das eine Staubblatt innerhalb des anderen, und hier haben sich offenbar die inneren Anlagen, obgleich es sich nicht direkt nachweisen lässt, in gleicher Weise gespalten wie die äusseren im Diagr. 13, also in radialer Richtung.

Gynaeceum.

Das Gynaeceum setzt sich konstant aus drei Karpiden zusammen, die nicht, wie es Fedde (1909, 36) angibt, mit dem Kelch alternieren, sondern wie bei den beiden zunächst vorstehenden Gattungen episepale Stellung einnehmen. Dass sie so gestellt sind, und also gegen den inneren Androecealkreis opponiert sind, ist bei dieser Gattung noch leichter zu verstehen als bei den vorigen. Mit Ausnahme des Diagr. 1 ist nämlich der innere Androecealquirl durch einfache (oben in Diagr. 12 ausnahmsweise kollateral doublierte) Staubblätter vertreten, die nur unbedeutend weiter einwärts inseriert sind als die Initialglieder des äusseren Quirls. Überall wo der innere Androecealquirl vollständig ist, setzt sich indessen der äussere aus wenigstens dreigliedrigen Staminalgruppen zusammen, und schon in solchen Gruppen befindet sich das eine Glied (das Mittelstaubblatt) näher dem Zentrum der Blüte als die dem inneren Androecealkreis angehörenden. Meist sind jedoch, wie wir bereits gesehen, die Staubblattgruppen des äusseren Kreises 4—6-gliedrig, und ihre inneren Glieder fallen dann, wie es die Diagrammzeichnungen zeigen, noch mehr zentral. Was schliesslich Diagr. 1 betrifft, wo im inneren Androecealquirl radiale Doublierung eingetreten ist, so stehen dennoch seine drei inneren Staubblätter weniger zentral als die innersten Glieder der sechszähligen äusseren Staminalgruppen. Durchgehends strecken sich also die äusseren Androecealanlagen näher an den Karpidquirl heran als die inneren, und infolgedessen ist es leicht begreiflich, dass es die ersteren geworden, die auf die Orientierung der Karpiden bestimmend eingewirkt haben.

Bezüglich des Baues des Ovars und der Dehiszenz der Frucht herrscht Übereinstimmung mit der Gattung *Meconella*. Nur ist es zu bemerken, dass die Plazenten eine sehr beträchtliche Breite besitzen und dass sie infolgedessen mit Samenanlagen in zahlreichen Reihen besetzt sind. Gleichwie bei *Meconella* sind die Narben von den verlängerten Karpidspitzen gebildet (siehe Diagr. 1 –5); sie sind jedoch hier flach und ziemlich breit, wozu noch die papillösen Ränder mehr oder weniger ausgebogen sind. Die Frucht ist kurz, dreieckig.

Die Blütenformel von *Hesperomecon* ist im Anschluss an das Vorstehende die folgende:

$$S\ 3,\ C\ 3 + 3,\ A\ 3^{m} + 3,\ G\ 3.$$

Wie wir aus dem Obigen gesehen, wechselt m zwischen 2 und 6. Der innere Androecealkreis kann bei Zwergindividuen ganz unterdrückt sein (Diagr. 29); andrerseits kann er ausnahmsweise radiale Doublierung durchlaufen haben (Diagr. 1). Jedenfalls ist er im Vergleich mit dem äusseren Androecealquirl so schwach entwickelt, dass sich

die Karpiden so verhalten, als ob nur dieser Quirl vorhanden wäre, und folglich episepale Stellung einnehmen.

Platystemon Benth.

Auch diese Gattung, von der gegen 60 Arten beschrieben worden sind, gehört ausschliesslich dem pazifischen Nordamerika an. Ich habe *P. californicus* Benth. untersucht, von welchem lebendes Material im botanischen Garten zu Lund aufgezogen wurde.

Der Stengel ist mehr oder weniger verzweigt. Jeder Zweig ist unten mit 2—4 spiralgestellte, aber durch die Kürze der Internodien zuweilen scheinbar quirlig angeordneten Blättern versehen und läuft darauf in einen langen nackten Blütenstiel aus. In der Achsel des untersten Blattes entsteht eine mit der Hauptachse homodrome Tochterachse von gleichem Bau wie jene. Wenn, wie es oft vorkommt, ein Zweig auch in der nächst untersten Blattachsel entsteht, so ist er antidrom zum Muttersprosse. — Gewöhnlich sind die betreffenden Blätter drei an Zahl, und die beiden fertilen unteren stehen dann schräg rückwärts, das dritte annähernd vorne in der Mediane; in den letzten Verzweigungen finden sich nur zwei schräg nach hinten gerichtete Blätter (siehe nebenstehende Fig. 25).

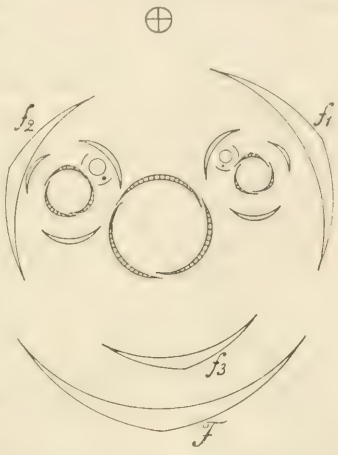


Fig. 25. — Schema der Verzweigung bei *Platystemon californicus*.

Die Blüten, welche bei der fraglichen Art einen Durchmesser von etwa 2,5 cm (bei anderen nur 1, bzw. bis 4 cm) besitzen, sind konstant trimer im Perianth und Androeceum. Bei einer Blüte habe ich jedoch Übergang zur Dimerie gefunden, indem zwei der Sepalen zu einem sehr breiten zusammengeflossen, und weiter dadurch dass die Kronblätter bloss fünf waren.

Von den ovalen, beim Öffnen der Blütenknospe abfallenden Kelchblättern steht das eine hinten in der Mediane. Sie decken einander konstant mit der rechten Kante.

Die Kronblätter, die bei gewissen Artengruppen verwelkt um die reifende Frucht herum sitzen bleiben, fallen bei *P. californicus* recht bald ab, und die zu demselben Quirl gehörenden scheinen hier selten mit einander in Berührung zu kommen. Bloss im äusseren Kreis ist in einem einzelnen Falle Deckung beobachtet worden: ein Kronblatt deckte hier mit beiden Rändern, ein anderes mit dem rechten. — Zu bemerken ist übrigens, dass in einfacher gebauten Blüten zuweilen die bei so vielen vorher behandelten Gattungen konstatierte Erscheinung anzutreffen ist, dass innere Kronblätter in Stamina umgewandelt sind. In Diagr. 9, S. 111, sieht man einen Anfang hierzu, indem ein inneres Kronblatt, das an der einen Seite des Mittelnervs normale Ausbildung zeigt, an der anderen Seite teils mit einer Antherenhälfte, teils mit einem flügelähnlichen Auswuchs versehen ist, welcher der einen Hälfte des bei der vorliegenden Pflanze stark geflügelten

Filaments entspricht; rechts unten in demselben Diagramm ist das innere Kronblatt wie ein durchaus normales Staubblatt gestaltet.

Androeceum.

Bei sämtlichen Arten besteht das Androeceum aus zahlreichen Gliedern. Bei *P. californicus* trifft man in kräftig ausgebildeten Blüten mehr als 60 Staubblätter, in schwach entwickelten 20—30. — Es ist zu bemerken, dass die Filamente, besonders die der äusseren Staubblätter, beiderseits flügelartig verbreitert sind, so dass sie kleinen Kronblättern gleichen, an deren abgestumpften oder ausgerandeten Ende die Anthere befestigt ist.

Den Bau des Androeceums betreffend liegen Angaben einerseits bei PAYER, andrerseits bei EICHLER vor, und ich gebe hier an, was jeder von ihnen angeführt hat.

PAYER spricht sich folgendermassen aus (1857, 219): »Dans les *Platystemon*, où la symétrie est ternaire, les étamines sont encore (er hat gleich vorher das Androeceum von *Bocconia* und *Eschscholtzia* beschrieben) par verticilles, mais chacun des verticilles de l'androcée est composé de neuf étamines au lieu de six. C'est là toute la différence, car ces neuf étamines apparaissent en deux fois: six d'abord, superposées par paire aux pétales externes, et trois ensuite, superposées chacune aux pétales internes». — EICHLER sagt (1878, II, 191): »*Platystemon californicus* zeigt mit einer gewissen Regelmässigkeit über jedem der hier in Sechszahl vorhandenen Kronenblätter je 3, bald 3-, bald wie in Fig. 79 B 2-gliedrige Staminalzeilen» (siehe nebenstehende Fig. 26, die eine Reproduktion von EICHLER's Diagramm ist).

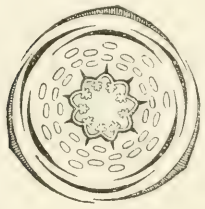


Fig. 26. EICHLER's Diagramm von *Platystemon*.

Wie hieraus ersichtlich haben die erwähnten Forscher beide die für eine richtige Deutung des Androeceums grundlegende Beobachtung gemacht, dass die Initialglieder desselben nicht in den Kronblattintervallen stehen, sondern zusammen mit anderen Staubblättern Gruppen bilden, die den Petalen opponiert sind. Jeder für sich sind sie jedoch auf Irrwege geraten, indem sie, offenbar infolge unzulänglicher Untersuchungsmethoden, geglaubt haben, in bezug auf die Anordnung der Staubblätter im übrigen gewisse Regelmässigkeiten aufweisen zu können, die tatsächlich nicht existieren.

Was erstens das EICHLER'sche Diagramm betrifft, demzufolge die Staubblätter 18 radiierinde Zeilen, 3 über jedem Kronblatt, bilden sollten, so habe ich, trotz Untersuchung zahlreicher Blüten,[1] eine solche Anordnung in keinem einzigen Falle durchgeführt gefunden. In der oberen Hälfte des Diagr. 1 trifft man zwar wirklich über jedem Kronblatt drei strahlig angeordnete Staubblattreihen, in der unteren Hälfte ist aber, wie in allen anderen Diagrammen, die Gruppierung eine andere. Bei einer flüchtigen Musterung beispielsweise der in Diagr. 7 wiedergegebenen Blüte kann man zwar den Eindruck erhalten, dass die Staubblätter je drei Reihen über den äusseren Kronblätter bilden, das bezügliche Mikrotommaterial gibt aber einen ganz unzweideutigen Beleg

[1] Ungefähr 40 Blüten sind mikrotomiert worden, und die 10, von denen Diagrammzeichnungen beigefügt werden, sind solche, die in der Anordnung der Staubblätter die grösste Regelmässigkeit aufzuweisen gehabt haben.

dafür ab, dass sie vor dem unteren fünf Reihen bilden und vor den beiden anderen einen Übergang zu dieser Anordnung aufweisen.

Was die Auffassung PAYER's betrifft, die sich durch die Formel $A(3^2 + 3) + (3^2 + 3) + (3^2 + 3) \ldots$ illustrieren liesse, so ist es vollkommen richtig, dass das Androeceum fast konstant mit sechs Staubblättern anfängt, die den äusseren Petalen paarweise opponiert sind.[1] Eine Ausnahme hiervon bildet jedoch Diagr. 3, wo zwei der äusseren Kronblätter über sich ein einfaches Staubblatt haben. Es ist ebenfalls vollkommen richtig, dass auf diese sechs Staubblätter, die die kürzesten und breitesten Filamente besitzen, in der Regel drei andere folgen, die über der Mittellinie der inneren Petalen stehen. Dies ist in den Diagr. 4—8 und in Diagr. 10 überall der Fall; die Ausnahmen sind jedoch sehr zahlreich, denn in allen übrigen Diagrammen trifft man innerhalb eines oder zwei der inneren Kronblätter nicht ein unpaares Androecealglied sondern ein Staubblattpaar. — Nach PAYER sollten wir dann wiederum erst sechs und darauf drei Staub-

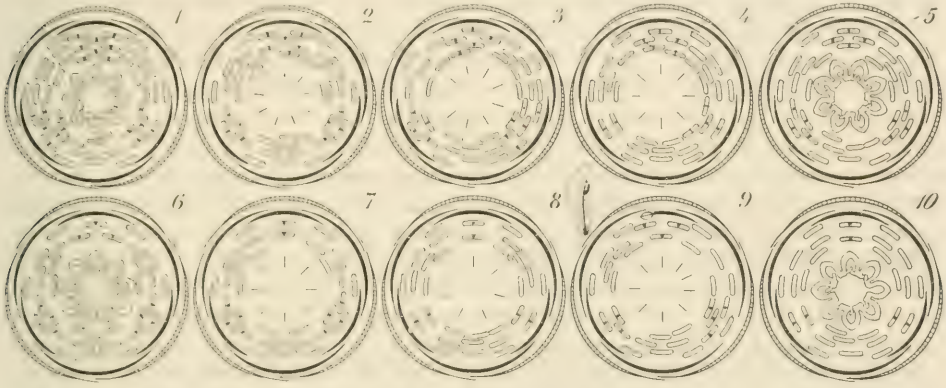


Fig. 27. — Diagramme von *Platystemon californicus*.

blätter finden. Dies ist aber nicht mit den tatsächlichen Verhältnissen übereinstimmend, denn, Diagr. 3 ausgenommen, finden wir im Gegenteil überall zuerst drei mitten vor den äusseren Petalen stehende Staubblätter, und zuweilen danach sechs, welche Paare über den inneren Kronblättern bilden, z. B. oben und links in Diagr. 3, oben in Diagr. 4 und an allen drei Stellen in Diagr. 5 und 6.. Öfters sind jedoch, wie aus der Diagrammserie ersichtlich, andere Anordnungen innerhalb der inneren Petalen herrschend. Überhaupt ist in den inneren Partien des Androeceums eine so grosse Variation vorhanden, dass der Gedanken an eine Zerlegung in distinkte Quirle ganz aufzugeben ist.

Als Regel für den Bau des Androeceums lässt sich deshalb nur angeben, dass es aus 3 - 3 Staubblattgruppen besteht, dass die äusseren Gruppen mit paarweisen, über den Rändern der äusseren Petalen gestellten Gliedern anfangen und dass die inneren Gruppen in reicher ausgestatteten Blüten sich in ähnlicher Weise verhalten können, in weniger reich

[1] Die beiden Glieder eines Paares divergieren gewöhnlich so stark, dass sie ungefähr mitten vor den Rändern des entsprechenden Kronblattes zu stehen kommen.

ausgerüsteten dagegen mit unpaarigen in der Mittellinie der inneren Petalen stehenden Staubblättern anfangen. – Dass diese Staubblattgruppen[1] ebenso vielen primitiven Anlagen entsprechen, geht, abgesehen von der Unbeständigkeit in ihrer Zusammensetzung, auch aus dem Umstand hervor, dass Staubblätter, die ein und derselben Gruppe angehören, oft mehr oder weniger eng vereint auftreten, während dagegen Vereinigung von Gliedern, die verschiedenen Gruppen angehören, nicht vorzukommen scheint. Oben in Diagr. 4 fliessen also die zwei mit einem Strich verbundenen Staubblätter am Grunde zusammen, und unten in Diagr. 5 trifft man zwei im unteren Viertel der Filamente verbundene Glieder. Ebenso verhält es sich unten in Diagr. 8, und rechts oben in demselben Diagramm findet man ein schmales Stilett – offenbar ein unvollkommenes Staubblatt – mit einem der normalen verbunden. Der von einer anderen Blüte herrührende Mikrotomschnitt auf Taf. 3, Fig. 20, zeigt ebenfalls an einer Stelle zwei normale Staubblätter mit einander in Konnex und an einer anderen Stelle ein stilettähnliches Staminodium mit einem normalen Androecealglied verbunden.

Wie bei den übrigen trimeren Gattungen besteht also das Androeceum bei *Platystemon* aus 3 + 3 mit den Kronenquirlen alternierenden primitiven Anlagen, die jedoch hier verhältnismässig stark und in sehr verschiedener Weise zerteilt sind. Vergleicht man Diagr. 10 von *Platystemon* mit Diagr. 1 von *Hesperomecon*, so wird man mit Rücksicht auf die inneren Androecealanlagen vollständige Übereinstimmung finden, und zwei der äusseren Anlagen in dem betreffenden *Platystemon*-Diagramm (die beiden oberen) zeigen keinen anderen Unterschied von denen bei *Hesperomecon*, als dass bei den innersten Staubblättern eine kollaterale Doublierung eingetreten ist. Auch in den reicher ausgestatteten *Platystemon*-Blüten erkennt man ganz deutlich das bei *Hesperomecon* herrschende Grundschema. Die Anlagen sind nur reicher und zugleich unregelmässiger verzweigt. — In den inneren Partien des Androeceums zeigen ausserdem die Anlagen Neigung mit einander zusammenzufliessen; so findet man z. B. in Diagr. 4, dass drei der innersten Staubblätter (durch einen radialen Strich bezeichnet) ihren Platz in den Lücken zwischen den alternisepalen und den episepalen Staminalgruppen haben. — Die Stellung, die die verhältnismässig grossblütige Gattung *Platystemon* in bezug auf ihr Androeceum zu den kleinblütigen Gattungen *Meconella* und *Hesperomecon* einnimmt, stimmt tatsächlich vollkommen mit der Weise überein, in der sich die meist luxuriierenden dimeren Typen zu den entsprechenden Hungerformen sowie auch zu der kleinblütigen *Bocconia* und der ebenfalls dimeren, kleinblütigen Gattung *Pteridophyllum* verhalten.

Gynaeceum.

Die in Rede stehende Gattung zeichnet sich bekanntlich durch Pleiomerie im Gynaeceum aus. Die Karpiden können 20 übersteigen, und die geringste von mir beobachtete Zahl ist 5. — Dass die Pleiomerie, jedenfalls zu einem gewissen Grade, von Karpidenspaltungen abhängt, ist mehr als wahrscheinlich, da man an Querschnitten durch das Gynaeceum oft genug konstatiert, dass zwei neben einander liegende Karpiden geringere

[1] Besserer Übersichtlichkeit halber sind in den Diagrammzeichnungen die Glieder der inneren Gruppen mit einem Punkt in der Mitte versehen.

Breite als die übrigen besitzen. Direkte Beweise für die Entwickelung des Gynaeceums aus nur drei Karpiden fehlen jedoch: ein dreizähliges Pistill ist bisher nicht beobachtet worden. Ein solches liesse sich jedoch ohne Zweifel auf experimentellem Wege erzielen, wobei es natürlich von Interesse wäre zu erfahren, ob die Karpiden wie bei den zunächst vorstehenden Gattungen vielleicht episepale Stellung einnehmen. Die Wahrscheinlichkeit hierfür ist keine geringe, da die äusseren Staminalgruppen in der Regel nicht nur bedeutend kräftiger als die inneren sind, sondern sich meist auch weiter gegen das Zentrum der Blüte hinein erstrecken als diese.

Im Übrigen ist der Bau des Gynaeceums wohlbekannt. Nur im Vorbeigehen mag deshalb bemerkt werden, dass im Knospenstadium der Blüte die Karpidenränder stark eingebogen sind (siehe die Diagrammzeichnungen), und dass diese Einbiegung noch weiter fortschreitet, so dass in der geöffneten Blüte das Ovar mehrfächerig erscheint. In der fertig entwickelten Frucht können sich die Karpiden von einander ablösen, wobei sie entweder als Balgfrüchte auftreten, die als Ganzes abfallen, oder als Gliederhülsen, die in einsamige nussähnliche Partien zerfallen. — Jedes Karpid verlängert sich in einen kurzen Griffel und eine fadenförmige Narbe.

Nach dem Angeführten entspricht der Blütenbau von *Platystemon* der folgenden Formel:

$$S\ 3,\ C\ 3 + 3,\ A\ 3^{m} + 3^{m-n},\ G\ ?3^{p}.$$

In dieser Formel wechselt m meistens zwischen 5 und 10, n zwischen 1 und 6. Nimmt man an, dass die Pleiomerie im Gynaeceum auf der Spaltung dreier ursprünglichen Karpiden beruht, so wechselt p meist zwischen 2 und 4. — Es ist aber ausserdem hervorzuheben, dass sowohl m wie n sehr oft an verschiedenen Stellen in derselben Blüte verschiedene Werte besitzen, und ebenso verhält es sich sicherlich auch mit p.

Die bisher behandelten Gattungen gehören sämtlich der Unterfamilie *Papaveroideae* an. Eine Zusammenfassung der Merkmale, durch die sich diese Gruppe von den übrigen Unterfamilien unterscheidet, zeigt Folgendes:

1:o Die Kelchblätter, die gross und bootförmig sind, umschliessen in der vollentwickelten Blütenknospe ganz und gar die Krone.

2:o Die äusseren und inneren Kronblätter haben einerlei Form. Hierbei ist davon abgesehen, dass bei der Mehrzahl der Gattungen die inneren Petalen etwas schmäler als die äusseren sind, sowie auch davon, dass sie bei *Sanguinaria* in 2—4 selbständige Partien, von gleicher Form wie die äusseren Petalen, geteilt sind.

3:o Die äusseren Androecealanlagen sind kräftiger und stärker zerteilt als die inneren (bei *Sanguinaria* verhält es sich jedoch umgekehrt). Bestehen sie nur aus einem Staubblattpaar, so sind die inneren Anlagen entweder durch ein einzelnes Staubblatt vertreten oder steril; bestehen sie aus einem unpaaren Staubblatt, so sind die inneren Anlagen unentwickelt.

II. Unterfamilie. Pteridophylloideae.

Pteridophyllum Sieb. & Zucc.

Diese Gattung ist bisher als mit *Hypecoum* nahe verwandt betrachtet und in der Gruppe *Fumarieae*, bzw. *Hypecoideae* untergebracht worden. Den Blütenbau betreffend hat man aber, wie unten zu zeigen ist, eine in wesentlichen Punkten unrichtige Vorstellung gehabt. Tatsächlich muss *Pteridophyllum* als Repräsentant einer besonderen Unterfamilie aufgefasst werden.

Die Gattung enthält bloss eine einzige Art, *P. japonicum* Sieb. & Zucc. (*1843*, 719), welche auf der Insel Hondo in Japan zuhause ist.

Lebendes Material dieser seltenen Pflanze anzuschaffen, ist mir nicht möglich gewesen; von Herbarmaterial herrührende Blütenknospen haben sich jedoch nach Aufweichung in Milchsäure und Einbettung in Paraffin für Untersuchung vollkommen verwendbar erwiesen, und ich habe 26 solche Knospen mikrotomiert. Von diesen hatten 24 solche Querschnittsbilder aufzuweisen wie Fig. 28, 1, Seite 115, wiedergibt. Diese Figur illustriert also den für die betreffende Pflanze typischen Blütenbau, über den ich nun in erster Reihe berichten will.

Zuäusserst finden sich zwei mediane, fast häutige Kelchblätter vor, die bald ihr Längenwachstum beenden, so dass sie schon in der halbentwickelten Blütenknospe den grössten Teil der Krone unbedeckt lassen. Sie sind ausserdem fast flach und berühren einander nicht mit ihren Rändern. Beim Aufblühen sind sie schon abgefallen.

Auf den Kelch folgen zwei äussere transversale Kronblätter, die einander bald mit der rechten, bald mit der linken Kante decken, oder noch öfter einander kaum berühren, und ferner zwei mediane innere, mit der in der Figur angegebenen Knospenlage. — Gegen Bentham & Hooker (*1862*, 54), die unserer Pflanze »petala interiora exterioribus dissimilia» zuschreiben und sie zum Teil aus diesem Grunde zu ihrer »Subordo *Fumarieae*» führen, wo sie neben die Gattung *Hypecoum* gestellt wird, ist hervorzuheben, dass die Kronblätter, wenn man davon absieht, dass die äusseren im Knospenstadium etwas mehr konkav sind als die inneren, im Übrigen einander ganz ähnlich sind. In der geöffneten Blüte zeigen sämtliche Kronblätter eine länglich elliptische Form (jede Andeutung der für *Hypecoum* charakteristischen Dreiteilung fehlt), und sowohl die äusseren wie die inneren sind, soweit ich habe finden können, auf dieser Entwickelungsstufe tatsächlich flach oder doch nur schwach konkaviert.[1]

Auf die Krone folgen vier dithecische, extrorse und unter einander vollkommen gleiche Staubblätter. Über ihre Stellung liegen verschiedene Angaben vor. Bei Sie-

[1] Die angeführte Angabe bei Bentham & Hooker, die selbst keine Exemplare der fraglichen Pflanze gesehen hatten, mag von der Originalbeschreibung herrühren, wo es u. A. heisst »petala duo exteriora . . . ante anthesin longitudinaliter plicata», und beruht wohl ausserdem auf Übersehen dessen, dass die betreffende Zusammenfaltung ausdrücklich für das Knospenstadium angegeben ist. — Selbst in diesem Stadium können jedoch die äusseren Kronblätter nicht zusammengefaltet genannt werden, so wie beispielsweise bei *Dicentra;* wenn hinreichend aufgeweicht, sind nämlich die Blütenknospen nicht stärker abgeplattet als in Fig. 28, 1.

BOLD & ZUCCARINI heisst es, dass sie »cum petalis alternantia» sind, und in der von den Verfassern beigefügten Diagrammzeichnung haben sie in Übereinstimmung hiermit ihren Platz mitten vor den Kronblattintervallen erhalten. BENTHAM & HOOKER hingegen, die jedoch selbst keine Exemplare der Pflanze gesehen hatten, behaupten, dass sie im Gegenteil »petalis opposita» sind, ebenso wie bei *Hypecoum*, und diese Angabe findet man später nicht nur bei PRANTL & KÜNDIG (*1891*, 137) wieder, wo es heisst: »Staubblätter 4 . . . vor den Petalen . . . in 2 2-gliedrigen Quirlen», sondern auch bei FEDDE, der (*1909*, 2, bzw. 83) sagt »stamina 4, duobus verticillis (resp. in duas series) disposita». Keine dieser Angaben entspricht jedoch dem wirklichen Befund. Die von SIEBOLD & ZUCCARINI ist in so fern richtig, dass die vier Staubblätter einen Quirl bilden, dieser ist aber keineswegs so orientiert, dass die Staubblätter mit der Krone alternieren. Schon aus einem Querschnitt durch die Mitte der Blütenknospe (Fig. 28, 1), ist deutlich ersichtlich, dass die Staubblätter zwei transversale Paare bilden; besonders tritt jedoch dies hervor, wenn man die Abstände zwischen ihren Gefässbündeln vergleicht. Dass diese paarige Anordnung keine sekundäre Erscheinung ist, die vielleicht durch die grössere Ausdehnung des Ovars in der Medianlinie hervorgerufen sein könnte, ergibt sich daraus, dass sich bei der Untersuchung des Bündelverlaufs in der Blütenachse zahlreiche Fälle haben nachweisen lassen, in denen die Gefässbündel der Staubblätter deutlich paarweise von den beiden Bündelstämmen ausgehen, die nachher in die Mittelrippen der Karpiden hinauf fortlaufen (siehe die schematische Fig. 29, Seite 116). Tatsächlich sind also die Staubblätter paarweise den äusseren Kronblättern entgegengesetzt, und die normale *Pteridophyllum*-Blüte zeigt folglich im Baue des Androeceums Übereinstimmung mit den *Papaveroideae* (vergl. z. B. Diagr. 1 von *Meconella oregana* und *M. denticulata*, Diagr. 5 von *Canbya candida* und zahlreiche Diagramme vereinfachter dimerer Papaveroideen-Blüten), zugleich aber einen höchst wesentlichen Unterschied von *Hypecoum*. — Dass ausserdem jedes Staubblattpaar bei *Pteridophyllum* eine doublierte primitive Anlage vertritt, scheint mir unzweifelhaft. Direkte Beweise hierfür ergeben sich zwar nicht aus dem untersuchten Material, da mir die Spaltungsprozedur selbst in keinem Falle zu Gesicht gekommen ist, und die paarweisen Gefässbündel schon bei ihrem Austritt aus dem soeben erwähnten Bündelstamm stets getrennt waren, die indirekten Beweise, die sich aus

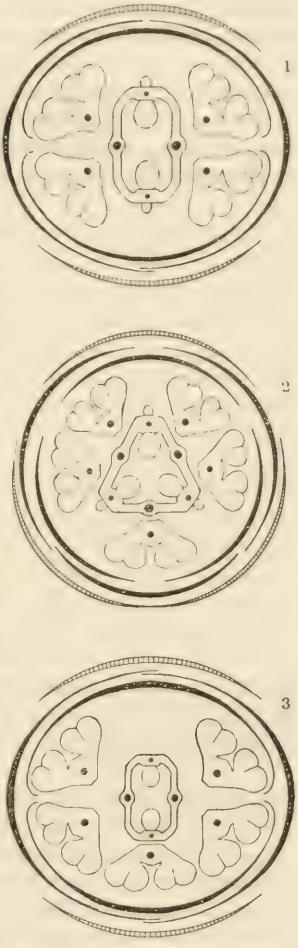


Fig. 28. — *Pteridophyllum japonicum*. — 1 Normaler, 2—3 ausnahmsweise vorkommender Blütenbau.

Figg. 28, 2 & 3 für eine solche Auffassung ergeben, mögen wohl jedoch als hinreichend bindend betrachtet werden (siehe unten).

Die Karpiden sind alternisepal, zwei an Zahl. Sie sind folglich den Staubblattpaaren opponiert, welches voraussetzt, dass in Übereinstimmung mit den Papaveroideen ein innerer Kreis von episepalen Staubblättern zum Grundschema der Blüte mitgehört, obgleich er in normalen Fällen bei der betreffenden Gattung nicht zur Entwicklung kommt (vergl. jedoch Fig. 28, 3, auf die wir im Folgenden zurückkommen). Nach Siebold & Zuccarini's Diagramm sollten die Karpiden im Gegenteil episepal sein. Eine solche Karpidstellung würde zwar nicht mit einer Voraussetzung eines inneren Androecealquirls in Widerspruch stehen, da sie gerade bei Papaveroideen konstatiert ist, wo die inneren Staubblattanlagen unterdrückt sind (z. B. in vereinfachten Blüten von *Roemeria* und normal bei *Canbya*, *Meconella* u. a.), da aber keine der 26 von mir untersuchten Blüten die bezügliche Karpidenorientierung zeigte, halte ich es für wahrscheinlicher, dass sich die betreffenden Verfasser geirrt haben, vielleicht weil die Kelchblätter, wie bereits hervorgehoben, nicht in den geöffneten Blüten zugegen sind, und weil die Kronblätter dort gleichförmig ausgebildet sind. — Das Ovar, das von den Seiten zusammengedrückt ist, hat eine fast kreisrunde Form. Ganz am Boden wird es zweifächerig, indem die Plazenten hier einander begegnen, sonst ist es aber einfächerig. Die Plazenten, die in dem von mir untersuchten Material durchgehends einsamig sind, nach Siebold & Zuccarini aber zuweilen zwei Samenanlagen tragen können, sind in Übereinstimmung mit dem Diagramm dieser Forscher an den Kanten und nicht, wie bei Engler & Prantl angegeben wird, »in der Mitte der Flächen» des Fruchtknotens gestellt. Das Ovar geht plötzlich in einen ungefähr doppelt so langen, fadenförmigen Griffel über, der zwei kurze papillöse Zweige trägt, die nach Bentham & Hooker mit den Plazenten alternieren sollten, tatsächlich aber mitten über ihnen stehen. Die Narben sind folglich zum Unterschied von *Hypecoum* kommissural.

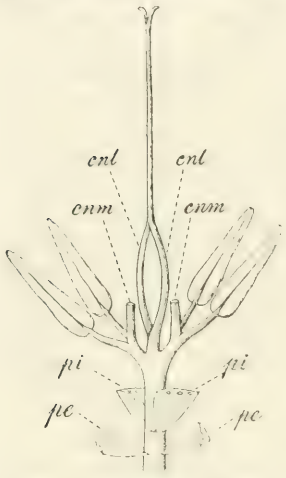


Fig. 29. — Schematische Darstellung des Gefässbündelverlaufes in der Blüte von *Pteridophyllum*. — *pe* äussere, *pi* innere Petalen; *cnm* Mittelnerv, *cnl* Randnerv der Karpiden.

Zwei der untersuchten Blüten zeigen interessante Abweichungen von dem soeben geschilderten normalen Bau.

Die eine (siehe Fig. 28, 2) ist fast durchgehends trimer. An ihrer Vorderseite steht nämlich nicht ein einzelnes Kelchblatt, sondern zwei, die jedoch weit hinauf mit einander vereint sind, und in dem inneren Kronenquirl ist ebenfalls das vordere Blatt durch zwei, hier aber vollkommen freie Petalen vertreten. In den medianen Kreisen der Blüte ist also vorne eine Spaltungsprozedur eingeleitet, bzw. durchgeführt worden. In dem äusseren Kronenquirl ist ausserdem ein drittes Blatt vorne in der Mediane hinzugekommen, und ebenso verhält es sich mit dem Gynaeceum. Sowohl das betreffende Kronblatt wie das hinzugekommene Karpid haben jedoch geringere Breite als gewöhnlich. Bei der vor-

sichgehenden Transformation von Dimerie zu Trimerie hat sich also die Blüte längs des Radius, wo die Umgestaltung in Gang ist, als zu schwach erwiesen, um Organe von normaler Stärke auszubilden. Dieses Verhältnis gibt sich in einer interessanten Weise auch in bezug auf den bisher nicht berücksichtigten Kreis der Blüte, nämlich das Androeceum, zu erkennen. Während man über jedem der ursprünglichen, seitlichen Petalen ein Staubblattpaar trifft, wie in der dimeren Blüte, findet man nämlich über dem neu hinzugetretenen äusseren Kronblatt nicht ein Paar unvollkommen ausgebildeter Staubblätter, sondern ein einziges, kräftiges, exakt in der Medianlinie der Blüte stehendes Staubgefäss. Dieser Umstand ist offenbar als eine kräftige, wenngleich indirekte Stütze für die oben ausgesprochene Ansicht zu betrachten, dass die Staubblattpaare in der normalen Blüte doublierte primitive Anlagen darstellen.

Die andere Blüte (Fig. 28, 3) besitzt ebenfalls fünf Staubblätter mit medianer Stellung des unpaaren. Da jedoch diese Blüte nicht die geringste Spur beginnender Trimerie zeigt, und da sich das betreffende Staubblatt mitten vor einem der inneren Kronblätter befindet, so muss es als einem inneren, medianen Androecealkreis angehörend aufgefasst werden. Die Richtigkeit hiervon wird durch den Umstand bekräftigt, dass sein Filament nicht unbedeutend länger ist als bei den vier anderen Staubblättern; wie im Vorstehenden oft hervorgehoben, ist es nämlich innerhalb der ganzen Papaveraceen-Familie Regel, dass die Länge der Filamente zunimmt, je näher sie dem Zentrum der Blüte inseriert sind. Die fragliche Blüte beweist also die Richtigkeit der oben gemachten Annahme, dass bei *Pteridophyllum*, ebenso wie bei anderen Papaveraceen, ein innerer medianer Androecealquirl, der mit dem äusseren und den Karpiden alterniert, mit zum Organisationsplan der Blüte gehört. — Von Interesse ist ferner der Umstand, dass dieser innere Kreis, wenn er bei *Pteridophyllum* ausnahmsweise zur Entwicklung gelangt, nach dem hier vorliegenden Falle zu urteilen, durch unpaare Staubblätter, also durch ungeteilte Anlagen, repräsentiert ist. Hierdurch liefert nämlich auch diese Gattung eine Stütze für die Auffassung, dass, wenn sich bei zahlreichen Papaveraceen zwei oder mehr Staubblätter innerhalb eines inneren Kronblattes befinden, diese einer und derselben primitiven Anlage angehören; zugleich ergibt sich daraus ein unzweideutiger Fingerzeig, dass es sich mit den paarweise zusammengehörigen äusseren Staubblättern bei der Gattung *Pteridophyllum* selbst ebenso verhält.

Der hier vorgebrachten Erörterung zufolge lässt sich der Blütenbau von *Pteridophyllum* durch die Formel:

$$S\ 2,\ C\ 2+2,\ A\ 2^2\ (+2),\ G\ 2$$

ausdrücken, wo, wenn das Androeceum dizyklisch auftritt, sämtliche Kreise mit einander alternieren.

In allem Wesentlichen herrscht also Übereinstimmung mit den *Papaveroideae*, besonders auch darin, dass die äusseren Androecealanlagen kräftiger als die inneren sind, indem sie stets aus paarigen Staubblättern bestehen, während die inneren unterdrückt sind, oder, wenn sie ausnahmsweise zur Entwickelung gelangt, durch einfache Stamina vertreten sind. Stellt man sich auch die äusseren Androecealanlagen ungeteilt vor und sowohl die beiden besonders beschriebenen Blüten wie auch der Vergleich mit *Me-*

conella machen ja die Annahme berechtigt, dass die Staubblattpaare durch Doublierung entstanden sind — so wird *Pteridophyllum* besser als irgend welche der bisher behandelten Gattungen mit dem Typus zusammenfallen, der als dem Blütenbau der gesamten Papaveraceen-Familie zugrundeliegend anzunehmen ist. Für die Beurteilung der phylogenetischen Entwickelung der Familie ist dieses Verhältnis von grosser Bedeutung (hierüber künftig Weiteres), weil nämlich die Gattung *Pteridophyllum* infolge ihrer ganzen Organisation als ein isolierter und uralter Typus aufgefasst werden muss. Die Systematiker haben zwar, wie bereits bemerkt, einstimmig die Gattung als mit *Hypecoum* nahe verwandt angesehen. Schon oben ist aber darauf hingewiesen worden, dass dies in den vollkommen irrtümlichen Vorstellungen seinen Grund hat, die man über den Bau des Androeceums gehabt hat, indem man die vier normal vorkommenden Staubblätter als verschiedenen Quirlen angehörend auffasste. Tatsächlich weicht *Pteridophyllum*, wie bereits erwiesen, höchst wesentlich von *Hypecoum* ab, und zwar durch seine vollkommen ganzrandigen und untereinander gleichförmigen Kronblätter, seine den äusseren Petalen paarweise opponierten Staubblätter, sein kreisrundes Ovar und seinen langen, fadenförmigen Griffel mit kommissuralen Narben. Auch im vegetativen Bau finden sich beträchtliche Verschiedenheiten vor (siehe z. B. FEDDE's Habitusbild): hier mag nur hervorgehoben werden, dass der Stengel botrytische Verzweigung besitzt, indem er in seinem oberen Teil zahlreiche ährenähnlich angeordnete Partialinfloreszenzen[1] trägt. Es ist deshalb ohne Zweifel das Richtigste, *Pteridophyllum* als Vertreter einer besonderen, mit den *Papaveroideae*, *Hypecoideae* und *Fumarioideae* äquivalenten Gruppe, also als eine Unterfamilie der *Papaveraceae*, anzusehen.

Diese Unterfamilie, die ich hier *Pteridophylloideae* benannt habe, und die, falls die Gruppen in einer Serie geordnet werden, am besten ihren Platz zwischen den *Papaveroideae* und *Hypecoideae* findet, zeichnet sich durch folgende Merkmale aus:

1:o Die Kelchblätter, die ganz klein und wenig konkaviert sind, bedecken in der vollentwickelten Blütenknospe nur einen geringen Teil der Krone.

2:o Die äusseren und inneren Kronblätter haben gleiche Form.

3:o Die äusseren Androecealanlagen sind kräftiger und mehr gespalten als die inneren; jene sind nämlich immer durch ein Staubblattpaar vertreten, während die inneren in der Regel unterdrückt sind und nur ausnahmsweise ein einzelnes Staubblatt entwickeln.

III. Unterfamilie. Hypecoideae.

Hypecoum L.

Die Gattung *Hypecoum*, die über die Mittelmeerregion, den Orient und Zentralasien verbreitet ist, umfasst etwa 15 einander ziemlich nahestehende Arten. Von diesen habe ich drei an lebendem Material untersucht, nämlich *H. procumbens* L., *H. grandi-*

[1] Das zugängliche Material hat keine Untersuchung ihres Baues erlaubt.

florum BENTH. und *H. pendulum* L.; besonders von den beiden ersteren sind eine Menge Blüten teils makroskopisch, teils an Mikrotommaterial untersucht worden.

Die Blüten sind, sowohl an der zentralen Hauptachse wie an den von den Achseln der Basalblätter ausgehenden Seitenachsen, zu terminalen Dichasien mit Wickeltendenz gesammelt, und zwei laubblattähnliche, mehr oder weniger eingeschnittene Vorblätter gehen ihnen voran. Wenn man von ein paar Fällen absieht, wo fast vollständige Trimerie vorhanden war (hierüber unten), sind sie durchgehends dimer.

Die Kelchblätter, die mit den Vorblättern alternieren und folglich in den Seitenblüten mediane Orientierung haben, sind grün, krautig, eirund, fast flach und oft in eine feine Spitze auslaufend. In der ausgewachsenen Blütenknospe lassen sie immer den grössten Teil der Krone unbedeckt. Nebenbei ist ausserdem zu bemerken, dass die Kelchblätter, besonders bei *H. procumbens*, oft am Rande gezähnt oder gelappt oder gar in einzelnen Fällen gleich den Vorblättern in lange schmale Lappen tief gespalten sind (siehe die zwischen den Diagrammen, Taf. 27, eingeführten kleinen Figuren).

Krone.

Auf den Kelch folgen zwei transversale äussere Kronblätter und zwei mediane innere, die immer anders gestaltet sind.

Die äusseren Kronblätter sind bei gewissen Arten, wie *H. pendulum* L. und *H. Geslini* COSS. & KRAL., schmal rhombisch und fast ganzrandig, bei der Mehrzahl hingegen sehr breit und seicht aber deutlich trilobiert, indem sie an den Rändern mehr oder weniger ausgeschweift sind. Im Knospenstadium umfassen die äusseren Kronblätter, jedenfalls in ihrem oberen Teil, vollkommen die inneren und spielen hier die Rolle eines Kelches. Ihre Präfloration ist unten offen; weiter hinauf ist sie anfangs klappig, in weiter vorgeschrittenen Stadien aber ausgeprägt induplikat, indem die Blattränder dann eingebogen oder noch öfter stark eingerollt sind, wie es die Diagramme, Taf. 27, und die Fig. 30, 4—6, zeigen. Die Einrollung hängt davon ab, dass in der Mittelpartie der Petalen das Breitenwachstum während der letzten Knospenstadien aufs Neue zunimmt; die Trilobierung, die offenbar gerade hierdurch bedingt ist, ist deshalb am ehesten als eine sekundäre Erscheinung aufzufassen. — An der Spitze sind die äusseren Petalen kaputzenförmig gewölbt, und jedes von ihnen umfasst dort, wie aus Fig. 30, 1 ersichtlich, die eine Spitze der oben zweigespaltenen medianen Antheren. Das erwähnte Gewölbe entsteht schon, wenn die Blütenknospe nur eine Länge von $^1/_3$—$^1/_2$ mm. hat, und entspricht dann etwa der halben Länge des Kronblattes; so bald die zweihöckerigen medianen Staubblätter angefangen, in die Höhe zu wachsen, werden ihre Höcker in der angegebenen Weise durch die median verlaufenden Innenränder der haubenförmigen Gewölbe getrennt. — Übrigens ist zu bemerken, dass im Knospenstadium die äusseren Petalen in ihrem oberen Teil dem Mittelnerv entlang zusammengefaltet sind, so dass die Blütenknospe auf einer gewissen Entwickelungsstufe oben in medianer Richtung ebenso wie bei *Dicentra* und *Adlumia* abgeplattet ist (siehe Fig. 30, 1—3), sowie dass diese Petalen am Grunde oft eine, wenn auch schwache, Andeutung der sackförmigen Erweiterung zeigen, die für die *Fumarioideae* charakteristisch ist.

Die inneren Kronblätter sind bis zur Mitte oder noch tiefer in drei Lappen geteilt, von denen die seitlichen, die schräg aufwärts gerichtet sind und in der Knospe ausserhalb des Mittellappens liegen, gewöhnlich eine länglich lineale Form besitzen, während der mittlere unten schmal, stielähnlich, oben spatel- oder löffelförmig verbreitert und an den Rändern meist gefranst oder ziliiert ist. Diese spatelförmigen Partien der inneren

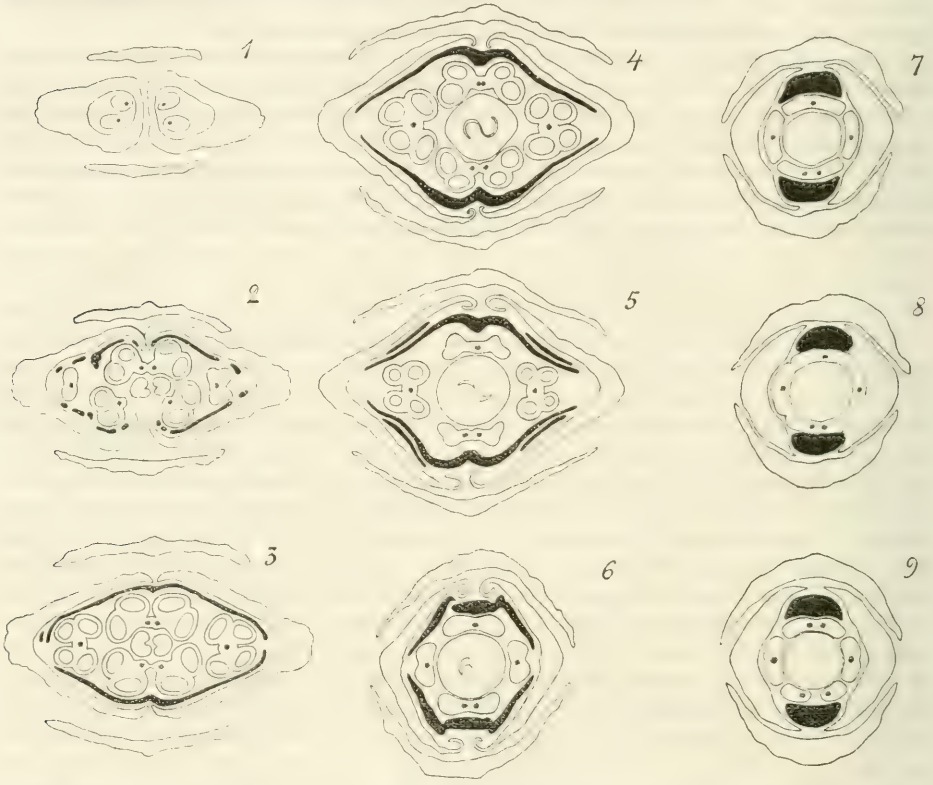


Fig. 30. — *Hypecoum procumbens*. — 1—8. Querschnitte einer und derselben Blütenknospe; 1 durch die Spitze, 8 durch die Basis. — 9. Querschnitt einer der in der Note S. 129 besprochenen Blüten. — Die innere Petalen sind überall ganz schwarz gehalten.

Petalen bilden zusammen ein krugförmiges Gehäuse um die Antheren und spielen bei der Fremdpollination eine wichtige Rolle (siehe hierüber HILDEBRAND [1869—70, 424] und KERNER [1891, 364—6]). — Die Entwickelungsgeschichte der inneren Kronblätter bietet in gewisser Hinsicht ein grosses Interesse dar. Eine Untersuchung hat nämlich gezeigt, dass ihre Dreiteilung sehr spät eintritt (vergl. nebenstehende Fig. 31). Noch an dem Zeitpunkt, wo sich die Pollenmutterzellen der Blütenknospe im Synapsisstadium befinden, sind die betreffenden Kronblätter länglich lineal und vollkommen ganzrandig,

und erst wenn sich die Tetradenteilung abspielt, fangen Seitenlappen an, sichtbar zu werden, und zwar infolge lebhafter Zellteilungen an den Blatträndern etwas oberhalb der Basis; die Blütenknospe besitzt dann schon eine Länge von etwa 2,5 mm. Später wachsen diese Lappen sehr schnell heran, während der Mittellappen, und zwar besonders seine stielähnliche Partie, gar nicht oder doch nur unbedeutend an Breite zunimmt. Zu bemerken ist ferner, dass die drei Gefässbündel, die sich von Anfang an in jedem der inneren Petalen finden, sämtlich in den Mittellappen hinauslaufen, und dass die Bündel der Seitenlappen, die sich natürlich mit den lateralen ursprünglichen verbinden, erst viel später, je nachdem die Seitenlappen auswachsen, hervortreten. Da also die Seitenlappen, trotz der ansehnlichen Dimensionen, die sie zuletzt erreichen, ausgeprägt sekundäre Bildungen sind, können sie schon aus diesem Grunde nicht mit den Seitenpartien der dreigliedrigen Staubblattphalangen der *Fumarioideae* homologisiert werden, und Eichler's Meinung, dass die Dreiteilung der inneren Kronblätter von *Hypecoum* eine Stütze für die von ihm und Asa Gray ausgesprochene Ansicht ausmachen sollte, dass die betref-

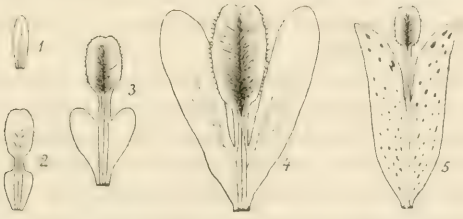


Fig. 31. — 1—4. Inneres Kronblatt von *Hypecoum procumbens* in verschiedenen Entwickelungsstadien, von der inneren Seite gesehen; $^{40}/_{1}$. — 5. Inneres Kronblatt von *H. pendulum*, von der inneren Seite gesehen; $^{4}/_{1}$.

fenden Phalangen dreigespaltene Staubblätter seien, lässt sich deshalb nicht als richtig betrachten. — In der Literatur wird oft hervorgehoben, dass die fraglichen Petalen in ihrer Ausbildung im Übergang zu Staubblättern stehen (wobei man offenbar hauptsächlich die Gestalt des Mittellappens in Betracht zieht), und eine solche Auffassung ist vielleicht nicht ohne Weiteres abzulehnen: man vergleiche nebenstehende Figuren mit Organen, die tatsächlich Übergangsglieder zwischen Kron- und Staubblättern darstellen, z. B. Fig. 12, S. 38. Wenn aber auch eine solche Betrachtungsweise begründet sein mag, so ist jedenfalls genau festzuhalten, dass ein inneres Kronblatt bei *Hypecoum* einem einfachen Staubblatt entspricht, und dass seine Seitenlappen nichts anderes sind als spät entwickelte flügelartige Gebilde an der Filamentpartie.

Androeceum.

Das Androeceum von *Hypecoum* zeigt beim ersten Anblick ein sehr einfaches Verhalten, indem es bloss aus vier Staubblättern, einem über jedem Kronblatt, besteht. Gewisse Einzelheiten der Struktur und Entwickelungsgeschichte derselben — wir kommen weiter unten darauf zurück — haben jedoch bekanntlich zu verschiedenen Ansichten über seinen Bau Anlass gegeben.

PAYER (1857, 228), der *Hypecoum* zur Familie der *Fumariaceae* stellt und der die Entwickelung des Androeceums bei verschiedenen dahin gehörigen Gattungen, besonders bei *Fumaria spicata* (vergl. seine Pl. 49, Figg. 1—24), untersucht hat, spricht sich folgendermassen aus: »L'androcée commence de la même manière dans toutes les Fumariacées; ce sont deux bourrelets semi-lunaires opposés et superposés aux pétales externes. Puis, chacun de ces bourrelets se divise en trois parties inégales: l'une médiane, beaucoup plus grosse, qui est le rudiment de l'étamine biloculaire, les deux autres latérales, qui sont les rudiments des étamines uniloculaires. Dans les *Fumaria*, les *Corydalis*, etc., les parties d'un même bourrelet restent toujours unies et forment une lame tricuspide, portant à son sommet trois anthères, dont l'une est biloculaire. Dans l'*Hypecoum procumbens*, chaque petite étamine uniloculaire d'un bourrelet se sépare de l'étamine biloculaire congénère pour se réunir à la petite étamine uniloculaire contiguë de l'autre bourrelet. Il en résulte, d'une part, deux grosses étamines biloculaires alternes avec les pétales internes, et d'autre part, quatre petites étamines uniloculaires réunies en deux groupes superposés chacun à l'un de ces pétales internes.» Nach PAYER sollten also die vier Staubblätter von zwei transversalen, dreiteiligen Anlagen herstammen, und folglich das Androeceum aus einem einzigen Kreis bestehen.

EICHLER (1865, 443 u. f.), der ebenfalls die Gattung *Hypecoum* in der Familie *Fumariaceae* anbringt, ist, indem er sich wie PAYER auf die Entwickelungsgeschichte stützt, zu ganz derselben Auffassung wie dieser gelangt. Er beschreibt erst die Entwickelung des Androeceums bei *Corydalis ochroleuca* und hebt unter Hinweis auf Figuren hervor, dass dieses in Form zweier transversaler, halbmondförmiger Wülste angelegt wird, die durch median verlaufende Einbuchtungen getrennt sind. Die Wülste, die anfangs einfach sind, entwickeln jedoch bald je einen mittleren und zwei laterale Höcker, die Anlagen der di-, bzw. monothecischen Antheren. Der Verfasser schliesst hieraus, dass die ganze dreigliedrige Staubgefässphalanx der *Fumarieae* in der Tat als morphologisches Äquivalent eines einzigen Blattes zu betrachten ist. Das Androeceum besteht somit aus einem einzigen dimeren Blattkreis, da aber die Karpiden diesem opponiert sind, nimmt EICHLER an, dass ein innerer medianer Staminalquirl unterdrückt ist. Tatsächlich glaubt er Rudimente desselben gefunden zu haben, indem zur Zeit der Dreiteilung der Wülste schwache, bald aber wieder verschwindende Erhebungen in den medianen Einbuchtungen zwischen ihren Enden entstehen sollten.[1] Die Entwickelung bei *Hypecoum* beschreibt EICHLER folgendermassen: »man sieht ganz in gleicher Weise (wie bei *Corydalis*) nach der Anlage der inneren Blumenblätter die beiden grossen mit denselben decussirten Wülste entstehen, man bemerkt die trennenden Buchten zwischen deren Enden, nachher die schwache und bald wieder stehen bleibende Entwickelung an diesen Stellen, man sieht endlich, wie sich aus jenen Wülsten die Anlagen eines mittleren und zweier lateralen Staubgefässe hervorbilden. Nunmehr aber tritt eine Abweichung vom Fumarieentypus ein; statt, dass wie dort die gegenüberstehenden seitlichen Höcker der Staminalwülste

[1] BUCHENAU, der (1866, 42) die Entwickelung des Androeceums bei *Fumaria officinalis* untersucht hat, und der in allem Übrigen die Angaben EICHLER's bestätigt, hat jedoch nie solche Rudimente beobachtet, und EICHLER selbst hat übrigens betreffs der fraglichen Beobachtung später (1878, 199) erklärt, dass er keinen Wert mehr darauf legen will.

von einander getrennt bleiben und sich zu einfächerigen Staubgefässen ausbilden, verwachsen sie hier paarweise miteinander und bilden so die Anlagen von nur zweien, aber medianen und zweifächerigen Staubgefässen.» Auch EICHLER betrachtet also das Androeceum der Fumariaceen als monozyklisch und aus zwei transversalen dreiteiligen Staubblättern bestehend. Für diese in der Entwickelungsgeschichte begründete Auffassung findet er eine weitere Stütze darin, dass bei *Hypecoum* schon die Kronblätter dreilappig sind und dass besonders die inneren »die vollkommenste Mittelbildung» zwischen den äusseren Blumenblättern dieser Pflanze und den Staubblattphalangen z. B. von *Corydalis* bilden.[1] Indem nun EICHLER die Seitenlappen der inneren Petalen bei *Hypecoum* nicht als Seitenlappen in gewöhnlichem Sinn sondern als Stipularbildungen auffasst — er sieht sich hierzu berechtigt an, weil die Seitenglieder der Staminalphalangen bei den übrigen Fumariaceen durch ihre monothecischen Antheren u. s. w. eine halbierte Beschaffenheit zeigen — kommt er betreffs der medianen Staubblätter von *Hypecoum* zu dem Resultat, dass sie die paarweise verwachsenen Stipeln zweier seitlichen Staminalblätter darstellen.

Zwei andere, von der PAYER-EICHLER'schen wesentlich abweichende Theorien sind von BAILLON (1872, 123), bzw. ČELAKOVSKÝ (1895, 59 u. f.) aufgestellt worden. Beiden gemeinsam ist, dass das Androeceum von *Hypecoum* als dizyklisch aufgefasst wird: die medianen Staubblätter sollen einem selbständigen inneren Quirl entsprechen. In einer Hinsicht widersprechen sie einander, darin nämlich, dass BAILLON die Dimerie im inneren Kreis als ursprünglich betrachtet und also die inneren Staubblätter als gewöhnliche, von Anfang an einfache Staminalblätter auffasst (die sich bei den *Fumarioideae* in zwei monothecische Hälften gespalten, die auseinander gerückt sind und sich mit den äusseren Staubblättern vereint haben), während dagegen ČELAKOVSKÝ die Dimerie als Resultat eines »negativen Dédoublements», also als eine sekundäre Erscheinung, betrachtet. Ihm zufolge sollte nämlich der innere Kreis ursprünglich 4-zählig sein, und erst infolge von Reduktionen, welche sich teils darin äussern, dass sich die Glieder einander paarweise genähert und in der Medianlinie der Blüte verschmolzen, teils auch darin dass sie sich zu »blossen Halbblättern» entwickelt haben, sollte er dimer geworden sein. ČELAKOVSKÝ denkt sich also eine phylogenetische Serie, in der folgende Entwickelungsphasen zu unterscheiden sein würden: »4 ditheeische Staubblätter paarweise contrahirt (die meisten Cruciferen); 4 monothecische Staubblätter contrahirt (die Crucifere *Atelanthera*); 2 ditheeische Staubblätter, durch Vereinigung der 4 letztgenannten entstanden (*Hypecoum*)». Nach BAILLON's Theorie sollte also *Hypecoum* vollkommen mit dem Typus zusammenfallen, den wir von der Organisation der früher behandelten Gattungen ausgehend als den idealen Grundtypus des Blütenbaues der ganzen Papaveraceen-Familie betrachten müssen; nach ČELAKOVSKÝ dagegen liegt hier kein »Urdiagramm» vor, sondern *Hypecoum* repräsentiert den inneren Androeceälkreis betreffend »eine extrem auf die Zweizahl reducirte Blüthenform».

[1] EICHLER (1865, 450) gibt über die Entwickelung der inneren Kronblätter von *Hypecoum* an, dass sie »ebenfalls zwei seitliche und einen mittleren Höcker aus sich hervorbilden». Man könnte sich hierdurch verleiten lassen zu glauben, dass die Seitenlappen in einem verhältnismässig frühen Stadium angelegt würden, was jedoch, wie ich oben nachgewiesen habe, ganz unrichtig ist.

Wenn nun die beiden letzterwähnten Theorien sich eigentlich nur darin von einander unterscheiden, dass sie die Frage, ob die Dimerie des inneren Staminalquirls ursprünglich ist oder nicht, in verschiedener Weise beantworten, so weichen sie aber, wie bereits hervorgehoben, beide wesentlich von der PAYER-EICHLER'schen ab, indem sie das Androeceum als aus zwei verschiedenen Quirlen aufgebaut darstellen. Zur Stützung seiner Theorie, dass bei *Hypecoum* Dizyklie vorliegt, führt BAILLON nichts weiter an, als dass die Staubblätter dann »suivant la loi d'alternance, comme dans les *Epimedium*» geordnet werden; die eingehenden Untersuchungen EICHLER's über die Entwickelungsgeschichte lässt er ganz und gar ausser Acht. Auch ČELAKOVSKÝ zieht als Beweis für die Dizyklie eigentlich nur den Umstand heran, dass, falls die vier Staubblätter einen einzigen Quirl ausmachten, dieser hätte diagonale und nicht ortogonale Stellung einnehmen müssen; dass sie nach EICHLER's Befund simultan angelegt werden, erklärt er so, dass »die beiden Staminalkreise zu einem complexen Quirl zusammengeschoben, oder zu einem zusammengesetzten Kreis contrahirt sind». — Die morphologisch interessante und von systematischem Gesichtspunkt wichtige Frage, ob das Androecum von *Hypecoum* aus einem einzigen oder aus zwei Quirlen besteht, ist also nicht als aufgeklärt zu betrachten. In der neueren Literatur werden gar keine Beiträge zu ihrer Lösung geliefert, und mit Ausnahme von WARMING (1912, 232) und FEDDE (1909, 33—35), welcher letztere sich ČELAKOVSKÝ anzuschliessen scheint, nehmen die Verfasser kaum einmal zu der betreffenden Frage Stellung, sondern begnügen sich einfach damit, die Anzahl der Staubblätter und ihre Stellung im Verhältnis zu den Kronblättern anzugeben.

Meine eigenen Untersuchungen, über die ich nunmehr berichten will, bezwecken also in erster Reihe, die Anzahl der Staminalkreise, wenn möglich, definitiv festzustellen.

Ich gehe dabei zunächst zur Entwickelungsgeschichte über. Nach EICHLER (1865, 449, Taf. V, Figg. 19 & 20) sollte das Androeceum, wie bereits erwähnt, in seiner ersten Anlage als zwei transversale Wülste hervortreten, deren Enden durch mediane Buchten getrennt wären, und in diesen Vertiefungen sollten sich eine kurze Zeit schwache Rudimente eines zweiten Staminalkreises vorfinden; sodann sollten die betreffenden Wülste die Anlagen eines mittleren und zweier lateralen Staubgefässe entwickeln, und von diesen sollten die letzteren mit einander zusammenwachsen und die Anlagen der beiden medianen dithecischen Staubblätter bilden. EICHLER erwähnt, die (in den 1860-er Jahren) gebräuchlichen Untersuchungsmethode angewandt zu haben, die, wie ich vermute, darin bestand, ganze, also nicht geschnittene, Blütenanlagen unter dem Mikroskop zu studieren. Ich habe dagegen Mikrotomschnitte durch solche Anlagen angefertigt, wobei zuweilen Schnitte erzielt wurden, die vollkommen gleichlaufend mit der Oberseite des Blütenbodens geführt sind. Da die Schnitte ganz dünn (etwa 0,01 mm.) gemacht und ausserdem (entweder mit Hämatoxylin oder mit Saffranin + Gentianaviolett gefärbt wurden, so zeigen die obersten von ihnen, die also die Blütenachse nur oberflächlich berührt, deutlich selbst die schwächsten Erhabenheiten auf derselben sowie auch ihre gegenseitige Lage. Diese Methode ist wohl deshalb der von EICHLER benutzten entschieden überlegen anzusehen. Aus meinen Unter-

suchungen ist nun hervorgegangen, erstens dass die Erhebungen, die sich in den medianen Buchten bilden und vergängliche Rudimente des inneren Staubblattquirls von EICHLER darstellen sollten, ganz und gar fehlen, sowie dass die fraglichen Buchten übrigens weit schwächer als in EICHLER's Figuren markiert sind; ferner hat sich ergeben, dass die zwei transversalen Wülste nicht als einfache Bildungen angelegt werden, geschweige dann als solche während irgend welchen Zeitraumes stehen bleiben: schon bei ihrem ersten Hervortreten zeigen sie je drei schwache Höcker. Das Androeceum wird also in Form von sechs gleichgrossen aber ganz schwach angedeuteten Höckern angelegt, die die Ecken des gleichseitigen, rundlich sechseckigen Blütenbodens einnehmen und von einander durch Einbuchtungen getrennt sind, von denen die beiden medianen kaum merklich tiefer oder breiter als die anderen sind (siehe die photogaphierten Mikrotomschnitte, Taf. 3, Figg. 21 a & b). Während der folgenden Entwickelung bilden sich die beiden transversalen Höcker zu selbständigen Organen aus, indem die Buchten, die sie von ihren Nachbarn trennen, je nachdem die Höcker in die Höhe wachsen, tiefer werden. Die vier anderen Höcker erheben sind dagegen, ohne dass sich die medianen Buchten vertiefen, und die Folge hiervon ist, dass bloss zwei, median stehende und an der Spitze ausgezackte Organe entstehen. Es lässt sich also von Rechts wegen nicht sagen, dass diese vier Höcker paarweise mit einander verwachsen, wenigstens nicht in dem Sinn, dass sie sich gleichzeitig gegen die Medianlinie der Blüte an einander gerückt hätten. — Jedenfalls besteht aber das Androeceum bei seinem ersten Hervortreten aus sechs gleich grossen Erhebungen, und dieser Umstand fordert eine spezielle Erläuterung. EICHLER's Untersuchungen sind gleich den meinigen an *H. procumbens* ausgeführt, und bei dieser Spezies sind die beiden medianen Staubblätter im entwickelten Zustand mit zwei scharf markierten Spitzen, einer über jeder Theca, versehen, wie aus Fig. 30,1 hervorgeht, wo die derselben Anthere angehörenden Spitzen von verschiedenen Kronblättern umschlossen sind.[1] Der zuerst angelegte Teil des Staubblattes ist aber gerade die apikale Partie, und es versteht sich deshalb leicht, dass, während die transversalen, immer einspitzigen Staubblätter durch einfache Höcker vertreten sind, die medianen hingegen durch je zwei repräsentiert sind.

Tatsächlich liefert also die Entwickelungsgeschichte keine Stütze für die Auffassung EICHLER's, dass das Androecum aus zwei transversalen dreilappigen Blattorganen besteht, deren Seitenpartien zu medianen Staubblättern verwachsen sind. Andrerseits hat es sich aber gezeigt, dass das ganze Androeceum simultan und auf gleicher Insertionshöhe entsteht, was man sich ja versucht fühlen kann, als einen Beweis dafür zu deuten, dass es jedenfalls nur aus einem einzigen Kreis besteht. Hierbei ist jedoch zu bemerken, dass in der vollentwickelten Blüte von *H. procumbens* die transversalen Staubblätter immer ein wenig tiefer inseriert sind als die medianen, eine Differenz, die übrigens auch bei *H. grandiflorum* wiederzufinden ist, obgleich sie sich da weniger geltend macht. Dieses Verhältnis gewinnt bei einem Vergleich mit den Cruciferen noch an Bedeutung. Die transversalen und die medianen Staubblätter werden dort in äusserst unbedeutenden Zeitintervallen angelegt (EICHLER 1865, 517, Taf. VI), und

[1] Auch bei *H. grandiflorum* sind die Antheren der medianen Staubblätter immer zweispitzig.

PAYER (1857, 211) hat sogar die Entstehungsfolge wechselnd gefunden;[1] auch die Insertionsdifferenzen sind um die Zeit des ersten Hervortretens des Androecums ganz unbedeutend. Anders stellt es sich in der vollentwickelten Cruciferen-Blüte, wo bekanntlich die seitlichen und die medianen Staubblätter einen so grossen Unterschied in bezug auf die Insertionshöhe aufweisen, dass sich an dem Vorhandensein von zwei Androecealquirlen nicht zweifeln lässt: siehe z. B. zahlreiche Figuren in der Arbeit von GÜNTHART (1910). Da also die Dizyklie im Androeceum der Cruciferen erst in der entwickelten Blüte in voller Schärfe hervortritt, kann der Umstand, dass die Staubblätter bei *Hypecoum* bei ihrer ersten Anlage in derselben Höhe stehen, nicht mit Recht als ein Beweis dafür betrachtet werden, dass sie einem und demselben Quirl angehören. — Wenn auch die Entwickelungsgeschichte keine Stütze für die Annahme zweier Androecealkreise bei *Hypecoum* abgibt, so bildet sie folglich doch kein Hindernis dafür.

Die folgenden, bisher nicht beobachteten Verhältnisse sprechen jedoch entschieden dafür, dass sich das Androeceum aus zwei verschiedenen Kreisen zusammensetzt.

1:0. Bei *H. procumbens* sind die Filamente der medianen Staubblätter immer etwas länger als die der anderen. Der Unterschied, der schon bei makroskopischer Untersuchung deutlich genug ersichtlich ist, tritt in Schnittserien noch schärfer hervor, indem die Querschnitte, die die Antherenbasis der seitlichen Staubblätter getroffen, durch den obersten Filamentteil der medianen geführt sind (siehe Fig. 30, 5, S. 120);[2] in Verbindung hiermit reichen bei dieser Art immer die medianen Antheren ein Stück über die transversalen hinauf (siehe Fig. 30, 1 & 2). Da es nun, wie im Vorstehenden oft hervorgehoben, innerhalb der betreffenden Familie überhaupt Regel ist, dass die Filamentlänge zunimmt, je mehr zentral die Staubblätter stehen (so ist ja übrigens auch bei den *Cruciferae* der Fall), so muss man das erwähnte Verhältnis als darauf hindeutend betrachten, dass die medianen Staubblätter bei *Hypecoum* einem inneren Kreis angehören.

2:0. Wenn bei *Hypecoum* Androecealglieder wegfallen, so geschieht dies in derselben Reihenfolge wie bei den *Cruciferae;* die Reduktion vollzieht sich also in derselben Weise wie in Blüten, in denen das Androeceum ausgeprägt dizyklisch und der äussere Staminalquirl der schwächere ist. Diagr. 2—5 (Taf. 27) von *H. procumbens* stellen eine solche Reduktionsserie dar. In Diagr. 2, das zwei verschiedenen Blüten entspricht, ist eins der transversalen Staubblätter $^1/_4$, bzw. $^1/_3$ kürzer als das andere und mit einer schwächeren Anthere versehen; in Diagr. 3 ist eins dieser Staubblätter nur durch eine unbedeutende, etwa 0,2 mm. hohe und 0,3 mm. breite Erhebung repräsentiert; in Diagr. 4 ist es spurlos verschwunden; in Diagr. 5 schliesslich, das, gleichwie Diagr. 4, zwei verschiedene Blüten vertritt, fehlen beide transversalen Staubblätter ganz, so dass sich das Androeceum hier auf die beiden medianen Glieder reduziert findet. In Diagr. 9, das vier verschiedenen Blüten entspricht, ist ebenfalls das eine transversale Staubblatt im Begriff zu abortieren, hier aber in der Weise, dass es in dem einen der medianen aufgeht, mit dem es in der ganzen Länge des Filaments vereint ist. In analoger Weise

[1] PAYER hat nämlich gefunden, dass bei *Cheiranthus cheiri* die vordere der medianen Staubblattanlagen früher hervortritt als die Anlage der transversalen Staubblätter.

[2] Bei *H. grandiflorum* hingegen ist die betreffende Längendifferenz meistens minimal.

verhalten sich die beiden unvollkommen trimeren Blüten, die in Diagr. 10 und 11 abgebildet sind. In beiden sind drei episepale Staubblätter vorhanden; in Diagr. 11 sind zwar auch die alternisepalen Staubblätter drei an Zahl, zwei von ihnen sind aber ganz schwach entwickelt und in ihrer ganzen Länge mit zwei der anderen vereint, und in Diagr. 10 fehlt eins der alternisepalen Staubblätter ganz. Die Defekte scheinen also stets die alternisepalen Androecealglieder zu treffen, d. h. die Staubblätter, die wir schon aus anderen Gründen als Repräsentanten eines äusseren und dabei schwächeren Quirls (über letzteres im Folgenden) auffassen müssen.[1] Ganz dasselbe Verhältnis herrscht in der Familie *Cruciferae*, wie aus den schematischen Figuren hervorgeht, die Eichler seinen Untersuchungen beigefügt und die hier reproduziert sind (Fig. 32, 1—10). Aus diesen Figuren, die sich in erster Reihe auf die Befunde bei Arten der Gattung *Lepidium* beziehen, zugleich jedoch auch zu denen innerhalb der Gattungen *Coronopus*, *Nasturtium*, *Cardamine* u. s. w. passen, geht deutlich hervor, dass es gerade in dem

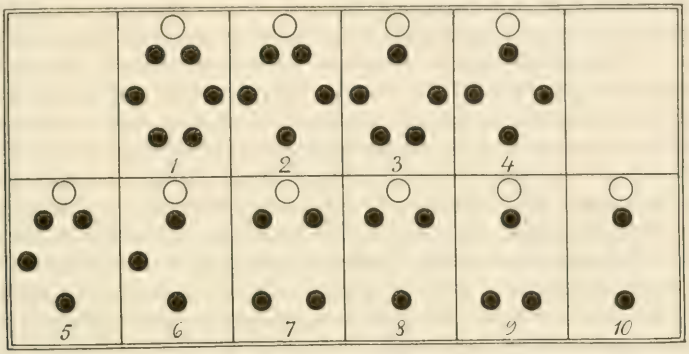


Fig. 32. — Die Punkte bezeichnen Zahl und Stellung der Staubgefässe, das darüber stehende Zeichen ○ ist die Abstammungsachse der Blüte. Die Schemata 1—4 gehören zu *Lepidium latifolium*, 5—10 zu *L. ruderale* und *L. virginianum*; 7—10 kommen auch bei *Coronopus*, Arten von *Nasturtium* und *Cardamine* etc. vor. — (Nach Eichler.)

äusseren, nicht doublierten und folglich schwächeren Quirl ist, in welchem der Wegfall von Androecealgliedern eintritt; dass der innere Quirl oft oben oder unten durch ein einzelnes Staubblatt vertreten ist, beruht nämlich nicht auf Wegfallen, sondern darauf, dass die beiden Glieder eines Paares »mehr oder minder weit mit einander verwachsen ..... so dass man bei einigem Suchen eine sehr continuirliche Übergangsreihe zwischen einem einzelnen, einem halbgespaltenen und zwei vollständig getrennten Staubgefässen zusammenfinden kann», ein Verhalten, das ich bei eigenen Untersuchungen über *Carrichtera* und *Coronopus* vollkommen bestätigt gefunden habe. Innerhalb der Gruppe *Papaveroideae*, wo im Gegenteil der innere Androecealquirl der schwächere ist, haben wir auch gesehen, dass dieser in erster Reihe wegfällt. — Bei Reduktionen

[1] Diagr. 8, wo im Gegenteil eins der episepalen Staubblätter weggefallen ist, kann dessen ungeachtet kaum als eine Ausnahme von der erwähnten Regel gelten. Die betreffende Blüte, die vor dem Aufblühen untersucht wurde, war nämlich stark in der Richtung der Unterseite des Diagrammes gekrümmt, und hier waren ausserdem die Karpiden nicht mit einander vereint. Der abweichende Bau ist wohl deshalb zunächst als eine Monstrosität, vielleicht durch Schädigung durch Insekten während des frühesten Knospenstadiums hervorgerufen, aufzufassen.

im Androeceum verhält sich also *Hypecoum* ganz in derselben Weise wie die nächstverwandten diplostemonischen Gruppen. — Dass in sonst normal gebauten *Hypecoum*-Blüten die Defekte eben die transversalen Staubblätter treffen, ist auch von einem anderen Gesichtspunkt aus von Bedeutung. In Diagr. 5, z. B., würde nämlich nach Eichler's Auffassung das Androeceum bis auf die beiden interpetiolären Nebenblätter reduziert sein, während der Hauptteil des Staubblattes, also die Laminarpartie, verschwunden sein sollte, was ja die Eichler'sche Theorie noch mehr gekünstelt und unwahrscheinlich erscheinen lässt.

Die soeben beschriebenen Strukturverhältnisse scheinen mir, zusammengestellt mit der bereits angeführten Tatsache, dass in entwickelten Blüten die medianen Staubblätter etwas höher hinauf als die transversalen befestigt sind, hinreichende positive Beweise dafür abzugeben, dass sich das Androeceum bei *Hypecoum* aus zwei verschiedenen, mit der Krone und den Karpiden alternierenden Kreisen zusammensetzt.

Wenn also die Hauptfrage bezüglich des Androeceums von *Hypecoum* als endgültig beantwortet zu betrachten ist, erübrigt es jedoch zu prüfen, ob die Staubblätter des medianen inneren Quirles in Übereinstimmung mit der Auffassung Baillon's einfache Organe sind, oder ob sie, wie es Čelakovský annimmt, durch Verschmelzen paarweiser Glieder entstanden ist. Es ist dabei erstens zu erwähnen, dass sowohl Filament wie Konnektiv bei diesen Staubblättern grössere Breite als bei den transversalen besitzen (siehe Diagramme und Querschnitte, Fig. 30) und dass, wie oben nachgewiesen wurde, die Anthere zweispitzig ist und im Zusammenhang hiermit bei ihrer Anlage in Form von zwei Höckern hervortritt. Hervorzuheben ist weiter, dass die besprochene Duplizität der Antherenspitze sich oft weiter hinunter erstreckt: in zahlreichen Blüten von *H. procumbens* habe ich also wenigstens eine der medianen Antheren im oberen Drittel gespalten gefunden (siehe z. B. Fig. 30, 1 & 2), zuweilen sogar bis zur Mitte herab. Von besonderer Wichtigkeit ist schliesslich auch die erst von Hildebrand (1869, 400, Taf. XXIX, Fig. 3 & 12) beobachtete und später von Eichler bestätigte Tatsache, dass die medianen Staubblätter im Gegensatz zu den transversalen oft von zwei Gefässbündeln durchzogen sind. Prantl & Kündig (1891, 133) behaupten zwar, nie diese doppelten Gefässbündel haben finden zu können, und sprechen in Verbindung damit die Vermutung aus, dass das Vorhandensein von solchen bloss »ein ausnahmsweises Vorkommnis» sei. Unter den 38 Blüten des *H. procumbens*, die in so vorgeschrittenen Stadien mikrotomiert wurden, dass die Gefässbündel deutlich hervortraten, wurden jedoch in nicht weniger als 29 doppelte Bündel im Konnektiv der medianen Staubblätter angetroffen, und in 10 dieser Blüten fand ich wenigstens eins der betreffenden Staubblätter schon am Filamentgrunde mit zwei vollkommen getrennten Gefässbündeln versehen. Auch bei *H. grandiflorum* konstatiert man dann und wann zwei Gefässbündel wenigstens im obersten Teil des Konnektivs. — Da sich also bei den medianen Staubblättern von der ersten Anlage bis zur definitiven Ausbildung eine mehr oder weniger deutliche Duplizität geltend macht, ist es offenbar, dass man sie nicht ohne weiteres als einfache Organe auffassen darf. Klar ist allerdings, dass sie den vier mo-

nothecischen Staubblättern der *Fumarioideae* entsprechen,[1] und dass sie auch den vier längeren Stamina der *Cruciferae* homolog sind. Es stellt sich aber dann die Frage, ob die Duplizität als Ausdruck einer angefangenen Spaltung, also eines positiven Dédoublements, zu fassen ist, oder als eine nicht ganz durchgeführte Verschmelzung, also ein »negatives Dédoublement». Diese Frage mit voller Bestimmtheit zu entscheiden, scheint kaum möglich. Legt man auf den Umstand Gewicht, dass die Cruciferen, deren innerer Androecealquirl durch einfache Staubblätter vertreten ist, meist als einzelne Arten innerhalb sonst tetradynamischer Gattungen dastehen und also zweifellos reduzierte Formen darstellen, so könnte man sich versucht fühlen anzunehmen, dass auch *Hypecoum* rücksichtlich des Androeceums einen solchen Typus vertritt, und der Umstand, dass die beiden inneren Staubblätter dieser Gattung in der Gestalt von vier Höckern, von denen jeder ebenso gross wie die transversalen ist, angelegt werden, liesse sich unstreitig als eine weitere Stütze hierfür vorbringen. Die monothecische Ausbildung der entsprechenden Staubblätter bei den *Fumarioideae* lässt sich jedoch leichter durch die Annahme eines Spaltungsprozesses erklären, und was die Vierzahl im inneren Androecealkreis der Cruciferen betrifft, so ist es infolge verschiedener Umstände (siehe nachstehend unter »Cruciferae») höchst unwahrscheinlich, dass sie den ursprünglichen Zustand darstellt; Alles scheint im Gegenteil zu der Annahme zu berechtigen, dass es eine Folge kongenitalen Dédoublements ist, und dass die unverkenntlichen Reduktonsfälle, die durch Fig. 32, 4, 6 & 10 illustriert sind, also als Rückschläge zu dem primitiven Zustand zu betrachten sind. Unter solchen Verhältnissen kommt man auch beim Vergleich mit den *Cruciferae* am ehesten zu dem Ergebnis, dass die Duplizität der inneren Staubblätter von *Hypecoum* durch eine angefangene Spaltungsprozedur bedingt ist. Da sich diese immer durch doppelspitzige Antheren zu erkennen gibt, hat man hierin eine Erklärung, weshalb die betreffenden Staubblätter bei ihrer Anlage als vier Höcker hervortreten. — Will man in einer Formel des Androeceums von *Hypecoum* der Duplizität der inneren Staubblätter und ihren Homologien bei den *Fuma-*

[1] Nachdem obiges geschrieben war, habe ich in einer Kultur von *Hypecoum procumbens* nicht weniger als sechs Blüten gefunden, bei welchen sich die medianen Staubblätter folgendermassen verhielten (vergl. Fig. 30, 9, die einen Querschnitt durch die eine Blüte unmittelbar über der Insertionsfläche der Staubblätter vorstellt): das eine Staubblatt hatte die Anthere im oberen Drittel, bzw. bis zum Grunde, in zwei gespalten, und sein Filament war ganz vom Grunde ab von zwei vollkommen getrennten Gefässbündeln durchzogen; das andere war durch zwei Staubblätter ersetzt mit monothecischen Antheren und schmalen Filamenten, deren Gefässbündel ganz hinauf nahe der medianen Kante verlief, ersetzt. Ein besonderes Interesse bietet der Umstand, dass diese beiden Halbstaubblätter nicht nur bis zum Grunde getrennt waren, sondern da auch etwas mehr von einander entfernt standen als die übrigen Androecealglieder, sowie dass ihre Filamente ganz in derselben Weise wie bei *Dicentra* seitwärts auseinander gebogen waren. Besonders war dies in der einen Blüte der Fall (siehe eben erwähnte Figur), welche also in ihrer einen Hälfte vollkommen mit den Fumarioideen übereinstimmt, die sechs freie Staubblätter besitzen–(gewisse *Dicentra*-Arten), und in der anderen Hälfte einen Übergang hierzu bildet. Diese Blüten bieten folglich einen unwiderleglichen Beweis dafür, dass die beiden medianen Staubblätter von *Hypecoum* mit den vier monothecischen der *Fumarioideae* identisch sind, und zeigen zugleich die Unhaltbarkeit des von Warming in seiner neuerdings erschienenen Arbeit (1912, 235—35) eingenommenen Standpunktes, wo die betreffenden Staubblätter von *Hypecoum* als Repräsentanten eines inneren Androecealquirls, die monothecischen der *Fumarioideae* hingegen als Lappen der dreiteiligen Blätter des äusseren Quirls aufgefasst werden. — Noch später habe ich in derselben Kultur eine Blüte angetroffen, wo die medianen Stamina beide bis zum Grunde in zwei Staubfäden geteilt waren, deren Antheren und Filamente die oben erwähnte Beschaffenheit hatten (siehe Taf. 27, Diagr. 12). Hier war also in bezug auf das Androeceum vollkommene Übereinstimmung mit *Dicentra* erreicht. Vgl. Diagr. 12 mit Taf. 3 Figg. 26 & 27.

rioideae und *Cruciferae* einen Ausdruck geben, so scheint mir dies durch die Bezeichnung $2 + 2^{(1/2+1/2)}$ zu erreichen.

Bezüglich der Ausbildung der Staubblätter bei *Hypecoum* mag schliesslich folgender Umstand hervorgehoben werden. Unmittelbar oberhalb des Insertionspunktes, wo sich bekanntlich zwei glandulöse Anschwellungen befinden, ist das Filament bei gewissen Arten, z. B. *H. grandiflorum*, stark verbreitert. An den medianen Staubblättern ist diese Basalpartie flach (Fig. 33, A), an den transversalen hingegen an der äusseren Seite stark rinnenförmig vertieft (Fig. 33, B), so dass ein Querschnitt durch den unteren Teil des Androeceums einer Blüte ungefähr das in Fig. 33, C angegebene Aussehen erhält. Ich glaube dieses Detail besonders hervorheben zu müssen, weil es mir geeignet scheint, gewisse nahezu unbegreifliche Angaben betreffs der Ausbildung der Staubblätter bei dem aus der Arabia petraea beschriebenen *H. dimidiatum* Delile zu erklären. Nach Fedde's Darstellung (1909, 33)[1] sollten hier »die Filamente des einen Kreises mit ihren beiderseitigen Flügeln fast kreisförmig im Umrisse sein, während die des anderen Kreises wie halbiert erscheinen, indem nur an der einen Seite der Flügel ausgebildet ist, und zwar so, dass die beiden entwickelten Halbkreise sich zu einem vollen Kreisbogen ergänzen». Fedde meint beobachtet zu haben, dass diese halbierten Filamente dem äusseren Staubblattkreis angehören. Falls dies richtig ist, und man sich denkt, dass eine Blüte oder Blütenknospe beim Präparieren fürs Herbar einem Druck in medianer Richtung ausgesetzt wird, so müssen die beiden Flügel der äusseren Staubblätter einander decken, und das Resultat wird offenbar, dass das Organ dieselben Konturen erhält wie ein äusseres Staubblatt von *H. grandiflorum*, wenn man dieses von der Seite sieht (Fig. 33, B). Obgleich ich keine Exemplare des seltenen *H. dimidiatum* gesehen habe, halte ich es für mehr als wahrscheinlich, dass sich die halbierte Gestalt der Filamente tatsächlich hieraus erklärt.

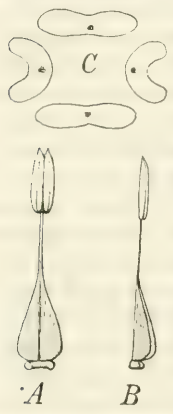


Fig. 33. — *Hypecoum grandiflorum*. — A. Medianes Staubblatt von aussen gesehen. — B. Transversales Staubblatt von der Seite gesehen. — C. Querschnitt durch den unteren Teil des Androeceums.

Gynaeceum.

Die beiden Karpiden, aus denen sich das Gynaeceum aufbaut, stehen in dimeren Blüten immer transversal, was offenbar seinerseits dafür spricht, dass das Androeceum aus zwei Kreisen besteht. In den beiden unvollkommen trimeren Blüten, denen Diagr. 10 und 11 entsprechen, ist nur das eine Karpid alternisepal, das andere dagegen episepal. Hierbei ist jedoch zu bemerken, dass dieses letzteres Karpid in Diagr. 11 fast doppelt breiter als das andere und im Narbenteil zweispitzig ist, was andeutet, dass es im Begriff ist, sich in zwei alternisepale zu spalten. Die Karpidstellung ist also hier dieselbe wie in dimeren Blüten. — Betreffs des Baues des Gynaeceums im übrigen verweise

[1] Die Originalbeschreibung in Laborde & Linant, Voy. Arab. pétr. (1830) 84, Taf. 64 Fig. 6 A, ist mir nicht zugänglich gewesen.

ich auf die Darstellung FEDDE's (1909, 38 & 54); es mag hier nur hervorgehoben werden, dass der Fruchtknoten zylindrisch, der Griffel ziemlich kurz und die fadenförmigen Narben, da sie von den verlängerten Spitzen der Karpiden gebildet werden, dorsal sind.

In Übereinstimmung mit dem hier Angeführten entspricht die folgende Formel dem Blütenbau von *Hypecoum:*

$$S\ 2,\ C\ 2+2,\ A\ 2+2^{(2+1/2)},\ G\ 2.$$

Schliesslich sind noch ein paar Anomalien in Kürze zu erwähnen. Rechts in Diagr. 6 fehlt das transversale Staubblatt. Statt dessen findet man hier ein inneres Kronblatt, das jedoch etwas schräg nach vorn steht und ausserdem unvollständig ausgebildet ist, indem der eine Flügel rudimentär ist; letzteres ist auch an dem vorderen Kronblatt der Fall. Ob das fragliche Staubblatt korollinische Ausbildung erhalten hat, oder ob es tatsächlich fehlgeschlagen, und das vordere Kronblatt sich gespalten, habe ich nicht ermitteln können. — In Diagr. 7 fehlt der eine Flügel des vorderen Kronblattes vollständig, und das darüber stehende Staubblatt ist in seiner ganzen Länge mit dem Mittellappen des Kronblattes verwachsen. — Dass in Diagr. 11 zwei der äusseren Staubblätter mit je einem der inneren verwachsen, sowie dass in Diagr. 8 der Fruchtknoten vorn offen ist, wurde bereits bemerkt.

Die Unterfamilie *Hypecoideae* zeichnet sich durch Folgendes aus:

1:o. Die Kelchblätter, die klein und fast flach sind, bedecken in der ausgewachsenen Blütenknospe nur einen kleinen Teil der Krone.

2:o. Die Kronblätter sind ungleichförmig: die äusseren seicht dreilappig oder ganz; die inneren tief dreispaltig.

3:o. Die äusseren Androecealanlagen sind schwächer als die inneren: jene sind nämlich immer durch einfache Staubblätter vertreten; diese hingegen zeigen eine Duplizität, die höchst wahrscheinlich angibt, dass sie im Begriff stehen sich zu spalten.

IV. Unterfamilie. Fumarioideae.

Zu dieser Unterfamilie gehören bekanntlich die fünf Gattungen *Dicentra* BORKH., *Adlumia* RAF., *Corydalis* DC., *Sarcocapnos* DC. und *Fumaria* L. Von diesen sind *Adlumia* und *Sarcocapnos* ausschliesslich im atlantischen Nordamerika, bzw. in der westlichen Mittelmeerregion heimisch; die übrigen besitzen grössere Verbreitungsbezirke auf der nördlichen Halbkugel. *Corydalis* und *Fumaria* sind ausserdem noch im Kaplande vertreten.

Hinsichtlich der Ausbildung der Frucht und der Formverhältnisse der Krone zeigen diese Gattungen bekanntlich unter einander recht auffällige Verschiedenheiten;

in allem wesentlichen stimmt jedoch ihr Blütenbau so überein, dass ich es nicht für nötig erachte, jede Gattung für sich zu behandeln.

Für die Fumarioideen insgemein kennzeichnend sind die racemöse Infloreszenz, die kleinen, häutigen, bald abfallenden und wenigstens anfangs median gestellten Kelchblätter, zwei mit diesen alternierende und also transversale äussere und zwei mediane anders geformte innere Kronblätter (erstere oder wenigstens eins von ihnen mit einer sackförmigen Erweiterung oder einem Sporn am Grunde), zwei transversale dreigliedrige Staubblattgruppen mit dithecischem Mittelglied und monothecischen Seitengliedern und schliesslich zwei ebenfalls transversale, zu einem Pistill vereinte Karpiden. — Die Ausbildung der Krone und Frucht wechselt, wie erwähnt, bei den verschiedenen Typen; doch erachte ich es als unnötig, hier über diese allgemein bekannten Verhältnisse zu berichten. Eine eingehende Untersuchung erheischt dagegen das in verschiedener Weise aufgefasste

Androeceum.

Eine Reihe von Theorien sind über das Androeceum der *Fumarioideae* aufgestellt worden, von denen jedoch bei der jetzigen Kenntnis des Blütenbaues der betreffenden Pflanzengruppe bloss zwei auf nähere Beachtung Anspruch machen können; was die übrigen betrifft, verweise ich auf die kritische Darstellung Eichler's (1865, 438—441).

Der einen Theorie zufolge ist das Androeceum monozyklisch. Ihr Urheber ist Asa Gray (1848, I, 118), der jede der dreigliedrigen Staminalgruppen als ein Blatt betrachtet. Zur Stützung dieser Ansicht beruft sich Gray allein auf den Umstand, dass »a single phyton may as readily give rise to a cluster of stamens as to the several leaflets of a digitate leaf». Die Richtigkeit seiner Ansicht schien gewissermassen durch Payer's Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte (1857, 228) bekräftigt zu werden. Nach diesen wird nämlich das Androeceum als zwei halbmondförmige, den äusseren Kronblättern opponierte »bourrelets» angelegt, die sich erst später in je drei Partien verschiedener Grösse teilen: »l'une médiane, beaucoup plus grosse, qui est le rudiment de l'étamine biloculaire, les deux autres latérales, qui sont les rudiments des étamines uniloculaires». Andrerseits vertrug sich aber die betreffende Ansicht nicht gut mit der Tatsache, dass auf den transversalen Staubblattkreis ein ebenfalls transversaler Karpidkreis folgt. In dieser Hinsicht wurde jedoch die Theorie durch Eichler vervollkomnet, der sich berechtigt glaubt, anzunehmen, dass ein innerer medianer Staubblattkreis mit zum Schema gehört, obgleich dieser in der entwickelten Blüte nie vorhanden ist. Im übrigen hat Eichler eingehende Untersuchungen über die Entwickelung des Androeceums von *Corydalis ochroleuca* angestellt, und ich führe hier seine Darstellung der Verhältnisse an (1865, 443. Taf. V, Figg. 15—17): »An dem flacher gewordenen Achsenende erheben sich jetzt, kurz nach der Anlage der inneren Blumenblätter und mit diesen decussirt, zwei halbmondförmige Wülste. Dieselben markiren sich anfänglich, verschieden von den vorausgehenden Blattbildungen, an der Achsenspitze so weit nach einwärts, dass sie von derselben nur ein schmal elliptisches Stück zwischen sich übrig lassen, und theilen sich zugleich fast vollständig in deren Umfang; doch bleiben am Rande zwei deutliche, wenn auch schmale Einbuchtungen zwischen

ihnen bestehen. Beim ersten Sichtbarwerden durchaus einfach und gleichförmig bilden diese Wülste in der Folge rasch einen mittleren und zwei laterale Höcker aus sich hervor, von denen anfänglich die letzteren den mittleren an Grösse etwas übertreffen, balde aber von demselben überholt werden und nun für die Dauer kleiner bleiben. Sie sind die Anlagen der einfächerigen, die intermediären Höcker die der zweifächerigen Staubgefässe. Mittlerweile aber ist auch in den Einbuchtungen zwischen den Enden jener Wülste eine Veränderung vor sich gegangen. Das Gewebe in diesen Buchten nämlich, ursprünglich ganz in der Continuität des Achsenendes, hat sich fast gleichzeitig mit dem Sichtbarwerden der Anlagen der einzelnen Staubgefässe etwas, wenn auch in sehr geringem Grade, erhoben, und damit deutlich den Beginn einer selbstständigen Entwickelung an diesen Stellen zu erkennen gegeben. Hiemit bleibt es jedoch auch stehen und nur in einem einzigen Falle habe ich die Entwickelung bis zur Bildung eines ziemlich ansehnlichen, wenn auch in Bezug auf die übrigen allerdings kleinen Höckers fortschreiten sehen.» Aus diesen Beobachtungen schloss Eichler, dass in Übereinstimmung mit Gray's Auffassung »die ganze dreigliedrige Staubgefässphalanx der *Fumarieae* in der That als morphologisches Aequivalent eines einzigen Blattes zu betrachten ist». Das Androeceum sollte somit aus zwei transversalen dreilappigen Blattorganen bestehen, und eine fernere Stütze hierfür findet Eichler bei *Hypecoum*, wo die inneren Kronblätter tief gespalten und mit einem antherenähnlichen Mittellappen versehen sind. Die Seitenglieder der Staubblattphalangen werden jedoch von Eichler nicht als laterale Blattlappen, sondern als Nebenblätter betrachtet, und zwar weil sie wegen ihrer monothecischen Antherenausbildung und des Randverlaufs des Gefässbündels eine halbierte Beschaffenheit besitzen. – Schwache und vergängliche Rudimente des inneren Staminalquirls meinte Eichler, wie erwähnt, in den medianen Buchten des Blütenbodens gesehen zu haben. In dieser Weise würden sämtliche Wirtel der Blüte alternieren, und Eichler's Auffassung des Blütenschemas der *Fumarioideae* liesse sich deshalb durch die Formel: S 2, C 2 +2, A $2^{(1)_2+1+1+1_{(2)}}$ + 0, G 2 angeben.

Nach der anderen Theorie gehören die sechs Staubblätter zwei verschiedenen Kreisen an. Als Urheber derselben wird allgemein A. P. De Candolle angegeben, jedoch wohl mit Unrecht, da er, soweit ich habe finden können, nirgends von einer Verteilung der Staubblätter auf zwei Wirtel spricht.[1] Dies ist dagegen bei Baillon (1872, 123) der Fall, der betreffs *Hypecoum* ausdrücklich sagt, dass die Staubblätter »sur deux verticilles dimères» geordnet sind, und der sich mit dieser Gattung als Ausgangspunkt die Verhältnisse bei *Dicentra* folgendermassen denkt: »Les deux étamines qui sont placées en face des sépales s'y trouvent dédoublées dans toute leur hauteur; et chacune de leurs moitiés, formée d'un filet grêle et d'une loge d'anthère, abandonne l'autre moitié et se

[1] In seinem Regni veget. Systema naturale, Vol. II (1821) sagt er (S. 105): »Antherae 6 parvae, laterales cujusve phalangis 1-loculares, media 2-locularis et ideo antherarum loculi 8 seu antherae 4 strictiori sensu habendae», und S. 106: »Stamina 6 ex antherarum loculis 8 in 2 phalanges dispositis constant, sed omnino dubium an hae 4 antherae petalis oppositae aut alternae in typo floris primordiali sint habendae? in prima hypothesi Fumariaceae magis ad Papaveraceas, in secunda magis ad Cruciferas accederent». — In seiner Organographie végétale, I, S. 471 (1827), die nach Eichler der Ort sein sollte, wo De Candolle am deutlichsten seine Auffassung ausspricht, heisst es nur: »Dans les fumeterres et les genres de la même famille, on trouve deux faisceaux qui portent chacun trois anthères: celle du milieu à deux loges, les deux latérales à une loge; d'ou l'on peut présumer que le nombre réel des filets est de quatre, soudés deux à deux».

porte en dehors pour aller se coller avec les bords de l'étamine alternisépale». Diese Theorie, die eine ansprechendere Erklärung der monothecischen Antheren liefert, wurde zwar schon von LINDLEY (1853, 435) aufgeworfen, jedoch mehr vorschlagsweise und in ziemlich unklarer Form, und da dieser Forscher sich zugleich geneigt erklärt, die Sepalen als Bracteen und die äusseren Petalen als den wirklichen Kelch aufzufassen, so mag wohl BAILLON am angemessensten als ihr Urheber betrachtet werden. Weder BAILLON noch irgend einer der Forscher, die sich ihm anschlossen, — unter diesen sind WARMING (1879, 225), PENZIG (1890, 229) und LOTSY (1911, III, 1, 909) zu erwähnen — haben jedoch versucht, die zu Gunsten der entgegengesetzten Theorie vorgebrachten entwickelungsgeschichtlichen Verhältnisse von ihrem Standpunkt aus zu erklären, und zur Stützung der Dizyklie des Androeceums hat BAILLON im übrigen nichts anderes vorgebracht, als dass bei dieser Annahme durch die ganze Blüte hindurch Alternation zustande kommt. — Als eine Modifikation der Theorie von BAILLON lässt sich die Auffassung ČELAKOVSKÝ's (1895, 59 ff.) bezeichnen. Auch ČELAKOVSKÝ betrachtet nämlich das Androeceum als dizyklisch; im Gegensatz zu BAILLON, der die vier monothecischen Staubblätter als durch Spaltung eines ursprünglich dimeren Quirls entstanden betrachtet, nimmt er aber an, dass die Entwickelung in entgegengesetzter Weise vorsichgegangen ist. Der innere Staminalquirl soll nämlich als ursprünglich tetramer[1] aufzufassen sein (so soll er nämlich bei gewissen *Papaveroideae* beschaffen sein); bei den *Cruciferae* haben sich die Glieder paarweise der Medianlinie der Blüte genähert, wobei eine einzelne Gattung, *Atelanthera*, zugleich mit monothecischen Antheren auftritt; letztere Reduktionserscheinung ist dann bei den *Fumarioideae* konstant geworden, wo jedoch die Glieder auseinander gerückt sind und sich mit den äusseren Staubblättern vereinigt haben, während sie dagegen bei *Hypecoum* untereinander zu einem medianen, scheinbar dimeren Staminalkreis verschmolzen sind. ČELAKOVSKÝ wendet sich mit Schärfe gegen EICHLER's Meinung, dass die Seitenglieder der Staubblattphalangen Nebenblätter seien, und die von PAYER und EICHLER erwiesene Tatsache, dass diese Glieder gleichzeitig mit den übrigen angelegt werden, erklärt er damit, dass die beiden Staminalkreise zu einem komplexen Quirl zusammengeschoben seien. Die Staubblattphalangen sollten also eine Art Tripelblätter sein, deren verschiedene Partien zu verschiedenen Kreisen gehören. »Es ist dies ein Reductionsvorgang, durch welchen der zweite Quirl des Androeceums als solcher eliminirt wird, indem seine Glieder im ersten Quirl aufgehen, zu blossen Abschnitten der Blätter des ersten Quirls degradirt werden. Der zweite Quirl wird durch diese Contraction nicht so ganz eliminirt, wie sonst mittelst Abortus oder Ablast, aber als selbständiger Kreis hat er aufgehört zu existiren». Durch diese Auffassungsweise sollte sich die Kluft zwischen den Theorien EICHLER's und BAILLON's wesentlich vermindern. Dass die Annahme kongenitaler Verwachsung von Staubblättern aus verschiedenen Quirlen nicht befremdend zu wirken braucht, wird durch Anführung analoger Fälle gezeigt. So besteht z. B. das Androeceum der Geraniaceen-Gattung *Monsonia* aus fünf dreizähligen Phalangen, deren Mittelglieder einem äusseren Staubblattkreis angehören, die Seitenglieder hingegen ganz

[1] Eine ähnliche Ansicht, dass das Androeceum aus einem äusseren dimeren und einem inneren tetrameren Kreis bestehe, ist früher von G. KRAUSE (1846, 123) ausgesprochen worden, der jedoch die äusseren Petalen als Kelchblätter und den eigentlichen Kelch als accessorische Blattgebilde auffasste.

wie bei den *Fumarioideae* einem inneren, und in der Cupula von *Carpinus* stammen die Seitenlappen sogar von einer Achse höherer Ordnung her als der Mittellappen. Positive Beweise für die Dizyklie werden jedoch nicht geliefert.

Meine eigenen Untersuchungen, über die ich nunmehr berichten will, bezwecken also in erster Linie, Klarheit in die Frage zu bringen, ob die sechs Staubblätter einen einzigen oder zwei verschiedene Quirle repräsentieren.

Ich beginne dabei mit der Entwickelungsgeschichte, die ich an Mikrotommaterial folgender Arten untersucht habe: *Dicentra eximia* (KER.) DC., *Adlumia fungosa* (GMEL.) IRMISCH, *Corydalis lutea* (L.) DC., *C. vaginans* ROYLE, *Fumaria parviflora* LAM., *F. spicata* L. Hinsichtlich der Anlage des Androeceums stimmen diese sämtlichen Arten im Ganzen mit den bereits referierten Schilderungen PAYER's und EICHLER's von den Verhältnissen bei *Fumaria spicata*, bzw. *Corydalis ochroleuca*, überein. In zwei Punkten kommen jedoch Abweichungen vor, die, wie unbedeutend sie auch in gewisser Hinsicht sind, doch in hohem Grade auf die endgültige Beurteilung der vorliegenden Frage einwirken müssen. In Übereinstimmung mit den Angaben der erwähnten Forscher tritt das Androeceum bald nach der Anlage der Kronblätter als zwei den äusseren Petalen opponierte, niedrige Wülste hervor. PAYER bildet (Pl. 49, Fig. 6) diese Wülste als ursprünglich einfach ab, und EICHLER hebt ausdrücklich hervor, dass sie beim ersten Sichtbarwerden durchaus einfach und gleichförmig sind, obgleich sie in der Folge rasch einen mittleren und zwei laterale Höcker aus sich hervorbilden. Obgleich ich durch Mikrotomieren zahlreicher junger Infloreszenzen eine sehr grosse Menge Blütenanlagen von den ersten Entwickelungsstufen ab untersucht habe, habe ich weder bei *Fumaria spicata* noch bei irgend einer der anderen soeben aufgezählten Arten diese Wülste einheitlich gefunden. Sobald sie überhaupt zu erkennen sind, zeigen sie im Gegenteil drei, wenn auch ganz niedrige Erhebungen (siehe EICHLER's Taf. V, Fig. 15), was offenbar damit zusammenhängt, dass es gerade die Spitzenpartien der drei in sie eingehenden Antheren sind, welche sich zuerst herausdifferenzieren; es ist jedoch leicht erklärlich, dass bei Benutzung von weniger vollkommenen Untersuchungsmethoden die betreffenden Einzelnheiten in der Struktur nicht zum Vorschein gekommen sind. Tatsächlich wird also das Androeceum als sechs, zu dreien in je einem Wulst zusammenhängende Höcker angelegt. Falls nun die Beobachtung von EICHLER richtig wäre, dass sich schwache, vergängliche Staminalrudimente in den medianen Buchten zwischen den Enden der Wülste vorfinden (siehe seine Fig. 16), so wäre man offenbar, da die Höcker zu je dreien mit einander zusammenhängen, doch zu dem Schluss berechtigt, dass die sechs Staubblätter sämtlich einem transversalen Quirl angehören: die Rudimente wären als einem inneren medianen entsprechend aufzufassen. Auch in diesem Punkt weichen aber meine Befunde von denen EICHLER's ab. Bei keiner der Hunderte von untersuchten Blütenanlagen hat sich die geringste Spur von Organbildung in den betreffenden Einbuchtungen entdecken lassen, und nachdem BUCHENAU (1866, 42), der betreffs der Entwickelungsgeschichte von *Fumaria officinalis* im übrigen EICHLER beipflichtet, ihr Vorhandensein bestimmt ablehnte, hat auch EICHLER selbst (1878, 199) erklärt, dass er seiner fraglichen Beobachtung keine Bedeutung mehr beilege. Unter solchen Verhältnissen liefert aber die Entwickelungsgeschichte keinen Beweis dafür, dass die sechs

Staubblätter zwei dreilappige Blätter repräsentieren; dass sie als zu Wülsten vereinigte Höcker angelegt werden, zeigt tatsächlich bloss, dass ihre definitive Anordnung in Phalangen schon bei ihrem ersten Hervortreten zum Ausdruck gekommen ist. Dass die Staubblätter simultan entstehen, ist also der einzige Umstand, der sich von entwickelungsgeschichtlichem Gesichtspunkt aus als Beweis dafür anführen liesse, dass sie ein und demselben Quirl angehören; schon unsere bei *Hypecoum* gewonnene Erfahrung zeigt jedoch zur Genüge, dass diesem Umstand keine entscheidende Bedeutung beizumessen ist.

Statt dessen gehen wir deshalb dazu über, die Strukturverhältnisse der entwickelten Blüte der *Fumarioideae* etwas genauer zu betrachten.

In erster Reihe verweise ich da auf die auf Taf. 3, Fig. 23—29, abgebildeten Schnitte, die von einer etwa 4 mm langen Blütenknospe der *Dicentra spectabilis* herrühren. Fig. 23, die einen Schnitt durch die Blütenachse darstellt, zeigt, dass die Gefässbündel der transversalen Staubblätter von den kreisförmig angeordneten kleineren Strängen, die weiter hinauf zu den Rand- und Mittelnerven der Karpiden werden, und zugleich auch von den Bündeln der vier anderen Staubblätter völlig getrennt sind, während diese dagegen noch mit den Karpidenbündeln in Kontakt stehen und deshalb noch nicht scharf von einander getrennt hervortreten. Diese vier Gefässbündel befinden sich auch dem Zentrum der Blüte etwas näher als die transversalen, wodurch man den ganz bestimmten Eindruck erhält, dass sie einem weiter einwärts gestellten Wirtel angehören. Dasselbe ist in Fig. 24 der Fall, und zwar obgleich das Gynaeceum in dieser Höhe noch nicht die Streckung in transversaler Richtung zeigt, die später vorhanden ist. In Fig. 25, welche zeigt, dass die Staubblätter am Grunde zu Phalangen vereint sind, während sie bei dieser Gattung weiter oben ganz frei stehen, bemerkt man, dass diese Gefässbündel nicht die Mitte der Filamente einnehmen, sondern ganz in der Nähe ihrer medianen Ränder liegen, eine Lage, die dann durch die ganze Schnittserie hindurch beibehalten wird und es mit sich bringt, dass die vier monothecischen Antheren im Querschnitt als zwei dithecische mit doppelten Gefässbündeln erscheinen (Fig. 29). Diese ausgeprägte Randständigkeit kann die schon durch Figg. 23 und 24 gewonnene Auffassung nur bekräftigen, dass die fraglichen Bündel einen selbständigen Staubblattkreis repräsentieren, dessen Glieder trotz der Verbindung ihres anderen Randes mit den transversalen Staubblättern, doch paarweise in der Medianlinie der Blüte stehen. Die Gruppierung in Figg. 27—29, wo die Filamente bzw. die Antheren der transversalen Staubblätter völlig ausserhalb der übrigen liegen, stimmt auch mit einer solchen Auffassung wohl überein. Schliesslich verdient das aus Fig. 28 ersichtliche Verhältnis hervorgehoben zu werden, dass die medianen Staubblätter — wenn es überhaupt einen Längenunterschied zwischen den verschiedenen Filamenten gibt, der bei der Mehrzahl der *Fumarioideae* aber kaum bemerkbar ist — wenigstens im Knospenstadium etwas länger sind, was sich mit der Annahme der Zugehörigkeit zu einem inneren Kreis gut verträgt.

Wenden wir uns *Dicentra eximia* zu, wo die Krone unten vereintblätterig ist, so weist diese Art weiterhin noch einige Strukturverhältnisse auf, deren Bedeutung für die vorliegende Frage nicht zu verkennen ist (siehe die vermittelst Kamera gezeichneten Figuren 1—5, Taf. 28, die von einer 5—6 mm langen Blütenknospe herrühren). Die vier medianen Staubblätter sind nämlich hier kaum einmal am Grunde mit den transversalen

vereint, sondern stehen fast vollkommen frei; statt dessen sind sie zum Unterschied von letzteren ein nicht unbeträchtliches Stück hinauf mit der Krone vereint (siehe Fig. 2) und zwar mit den Partien derselben, die den inneren Petalen entsprechen. In der halben Höhe der Blütenknospe (Fig. 4) liegen zwar die medianen Filamente nicht wie bei *D. spectabilis* innerhalb der transversalen, dies wird aber durch einen deutlich abweichenden anatomischen Bau aufgewogen; die Verschiedenheiten sind tatsächlich so bedeutend (siehe Photographie, Taf. 3, Fig. 22), dass sie sich am besten durch die Annahme erklären lassen, dass diese Filamente einen besonderen Kreis repräsentieren. — Die Gattung *Dicentra*, die den primitivsten Typus unter den Fumarioideen darzustellen scheint, zeigt also in den vorgeschritteneren Stadien der Blüte eine ganze Reihe von Strukturverhältnissen, die die Annahme eines dizyklischen Androeceums bekräftigen.

Bei den übrigen Gattungen sind die monothecischen Staubblätter bekanntlich in der ganzen Länge der Filamente mit den dithecischen vereint, und im Zusammenhang hiermit sind sie etwas weiter von einander abgerückt. Wie die Taf. 28 abgebildeten Schnittserien zeigen, befinden sich jedoch ihre Gefässbündel sowohl unten wie höher hinauf immer ganz nahe den medianen Kanten der Phalangen, und da diese vier Bündel sich auch in der Blütenachse stets von den beiden transversalen getrennt zeigen, so muss es als mehr als wahrscheinlich angesehen werden, dass die Vereinigung der Staubblätter zu Phalangen als eine sekundäre Erscheinung aufzufassen ist. Was die Gruppierung der Antheren betrifft, so sehen wir, dass sie bei sämtlichen Gattungen mit der bei *Dicentra* völlig übereinstimmt, indem die dithecischen gänzlich ausserhalb der in der Medianlinie paarweise zusammenstehenden monothecischen liegen. In seinem typischen Zustand gibt jedoch der Blütenbau bei diesen Gattungen kaum irgend welche weitere Stütze dafür ab, dass im Androeceum Dizyklie herrscht. Bei einer von ihnen kommen hingegen zahlreiche Strukturabweichungen vor, denen grosse Bedeutung beizumessen ist.

Diese Gattung ist *Adlumia*; ich werde hier über die Abweichungen vom normalen Blütenbau berichten, die mir bei derselben begegnet sind.

In acht Blüten fanden sich, wie die Schnitte der umstehenden Fig. 34 A—C zeigen, zwei mediane Staubblätter mehr oder weniger hoch hinauf mit einander vereint. In der Figur A beschränkt sich die Vereinigung auf die Basis der Filamente, so dass die Phalangen weiter oben in gewöhnlicher Weise getrennt sind; in Figur B, die gleichwie die ersteren zwei Blüten repräsentiert, sind die Gefässbündel der fraglichen Staubblätter in ihrem ganzen Verlauf einander nahe, und die Staubblätter selbst sind in ihrer ganzen Länge vereint, so dass sich die zwei monothecischen Antheren zu einer dithecischen zusammengeschlossen haben, die jedoch im Konnektiv doppelte Gefässbündel besitzt; in Figur C, die vier verschiedenen Blüten entspricht, sind auch die Gefässbündel in ihrem ganzen Verlauf vollständig verschmolzen. Betreffs der beiden erwähnten Staubblätter stimmen also die Figuren B_1 und C_1 in allem wesentlichen mit *Hypecoum* überein, dessen Androeceum wir aus anderen Gründen als dizyklisch betrachten mussten.

In zwei Blüten habe ich eins der vier medianen Staubblätter mit einer dithecischen Anthere versehen gefunden, und es verdient hinzugefügt zu werden, dass in der einen

Blüte dieses Staubblatt demnoch am Grunde mit dem zu demselben Paar gehörenden vereint war, wie es Fig. 35 A, Seite 140, angibt. Ein Blick auf den dieser Blüte angehörenden unteren Schnitt zeigt ausserdem, dass das Gefässbündel des dithecischen Staubblattes etwas weiter von der Medianlinie entfernt liegt als gewöhnlich, was übrigens auch in der anderen Blüte der Fall ist, und man könnte sich deshalb denken, dass das Hinzutreten einer medianen Theca durch den vergrösserten Raum in medianer Richtung bedingt sei; umgekehrt könnte man dann auch annehmen, dass Mangel an Raum die Ursache der Abwesenheit dieser Theca in der typischen Fumarioideen-Blüte sei, und zwar weil die Antheren der vier betreffenden Staubblätter dort immer in der Medianlinie dicht zusammen liegen. Die letztere Annahme wird jedoch durch die aller-

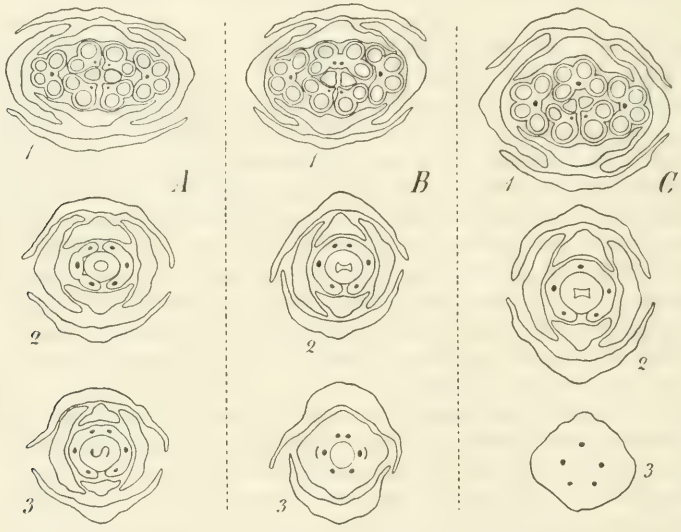


Fig. 34. *Adlumia fungosa.* — A, B, C. Schnittserien von drei verschiedenen Blüten. Erläuterung im Text.

ersten Entwickelungsstadien nicht bekräftigt, indem die Enden der Androecealwülste, wie bereits hervorgehoben, durch mediane Vertiefungen getrennt sind. — Jedenfalls darf das Vorkommen dithecischer Antheren bei medianen Staubblättern grosses Interesse beanspruchen, weil dadurch ein Anschluss an die *Cruciferae* bewirkt wird, deren Androeceum unstreitig aus zwei Quirlen besteht.

In einer Menge von Fällen treten schliesslich Defekte im Androeceum auf, und es hat sich dabei gezeigt, dass die Fehlschläge, ebenso wie bei *Hypecoum* und den *Cruciferae*, immer die transversalen Staubblätter treffen. Alle möglichen Reduktionsstufen kommen hierbei vor, und ich will nur in grösster Kürze einige erwähnen. Eine erste Phase der Prozedur besteht darin, dass das einem transversalen Staubblatt ange-

hörende Gefässbündel, indem es zugleich schwächer wird, im Filamentteil einem der medianen Bündel näher rückt, und dass seine Anthere, der gewöhnlich eins der vier Pollenfächer fehlt, mit der medianen Anthere in Verbindung tritt (siehe links in Fig. 33 B).[1] Interessant ist dabei, dass das Gefässbündel der letzteren Anthere seine ausgeprägte Randständigkeit beibehält. — Eine zweite Phase ist dadurch gekennzeichnet, dass ein transversales und ein medianes Gefässbündel, die sich in ihrem Verlauf durch das Filament fast berühren, sich auch im Antherenteil einander nähern, sowie dass die transversale Anthere noch weiter abgeschwächt wird, indem sie meist nur zwei Pollenfächer besitzt (links in Fig. 35 C). — Ein weiterer Schritt in der Richtung auf das Verschwinden besteht darin, dass das transversale Gefässbündel in seinem ganzen Lauf mit dem medianen verschmilzt. Die Staubblattphalanx scheint dann bloss die beiden seitlichen Glieder zu enthalten (siehe beiderseits in Fig. 35 D); die dithecische Ausbildung und abnorme Grösse der einen Anthere zeugen jedoch dafür, dass Bildungsmaterial des transversalen Staubblattes noch in das mediane eingegangen ist. — In dem durch Figg. 35 E–G illustrierten Endstadium ist dagegen das transversale Staubblatt ganz eliminiert, so dass die Phalanx bloss die beiden medianen monothecischen Staubblätter enthält. — In nicht weniger als 19 Blüten war eins der transversalen Staubblätter ganz verschwunden (Fig. 35 E), und in vier anderen traf dies auf beide zu (Fig. 35 F, G).[2] Ein Fall von Abort der medianen Staubblätter ist hingegen nicht beobachtet worden. — Die Fehlschläge treffen also stets dieselben Staubblätter wie bei den *Hypecoideae* und *Cruciferae*, mit anderen Worten diejenigen Androecealglieder, die bei den nächstverwandten Gruppen einen äusseren, schwächeren Quirl repräsentieren (vergl. S. 127). Bei der Auffassung, die in Asa Gray und Eichler Fürsprecher gefunden hat, würde man hingegen zu der gar zu unwahrscheinlichen Annahme gezwungen, dass die Hauptpartie der dreiteiligen Staminalblätter recht oft fehlschläge, während dagegen die Seitenlappen bzw. die Nebenblätter stehen blieben.

Auch bei der Gattung *Corydalis* ist eine Strukturaberration beobachtet worden, die die Frage der Anzahl der Androecealkreise beleuchtet. In einer mikrotomierten Blütenknospe von *C. vaginans* wurden acht Staubblätter angetroffen, und zwar so angeordnet wie in der mittelst Kamera gezeichneten Figur auf Taf. 28. Ausser den sechs gewöhnlichen fanden sich also noch zwei und zwar annähernd median gestellte Staubblätter vor. Falls sich nun diese beiden Staubblätter als selbständiger Quirl auffassen liessen, müsste man sie natürlich als Vertreter des medianen Wirtels betrachten können, von dem Eichler in seiner früheren Arbeit (1865) vergängliche Spuren gesehen zu haben glaubt, und es liesse sich nicht bestreiten, dass seine Auffassung der sechs übrigen, als zwei dreilappigen Staminalblättern angehörend, hierdurch eine wichtige Stütze erhielte. Eine genauere Untersuchung zeigt jedoch, dass sich diese überzähligen Staubblätter unmöglich als ein solcher Quirl auffassen lassen. Erstens sind nämlich ihre Antheren monothecisch, ein Umstand der sich schwerlich erklären liesse, falls sie einen eigenen Quirl mit einfachen Gliedern repräsentierten. Zweitens sind sie nicht

[1] Dass der Abort eines transversalen, d. h. alternisepalen Staubblattes durch eine intimere Verwachsung mit einem angrenzenden medianen (episepalen) Staubblatt eingeleitet wird, haben wir zuweilen auch bei *Hypecoum* beobachtet (siehe die *Hypecoum*-Diagramme 9 und 11, Taf. 27).

[2] Dass die abnorme Gruppierung der Staubblätter in Fig. 35 G_1 bloss auf Verschiebung der Antheren beruht, geht hinreichend deutlich aus der Lage der Gefässbündel in weiter abwärts geführten Schnitten (G_2 und G_3) hervor.

sentierten; ferner ist das hintere von ihnen in seiner unteren Hälfte mit einem seiner Nachbarn vereint, und was das vordere betrifft, so steht es ebenso wenig wie ersteres dem Zentrum der Blüte näher als die übrigen monothecischen Staubblätter. Die überzähligen Staubblätter müssen also im Gegenteil demselben Kreis angehören wie die vier Nachbarn. Nun hat aber EICHLER beobachtet (1865, 521, Taf. VI, Fig. 18), dass bei gewissen Cruciferen, z. B. *Iberis semperflorens* und *Matthiola annua*, die medianen Staubblattanlagen zuweilen statt zweier Staubblätter je drei zur Entwickelung kommen lassen. Dasselbe ist übrigens oft bei gewissen Capparidaceen der Fall; und die Abbildung der *Po-*

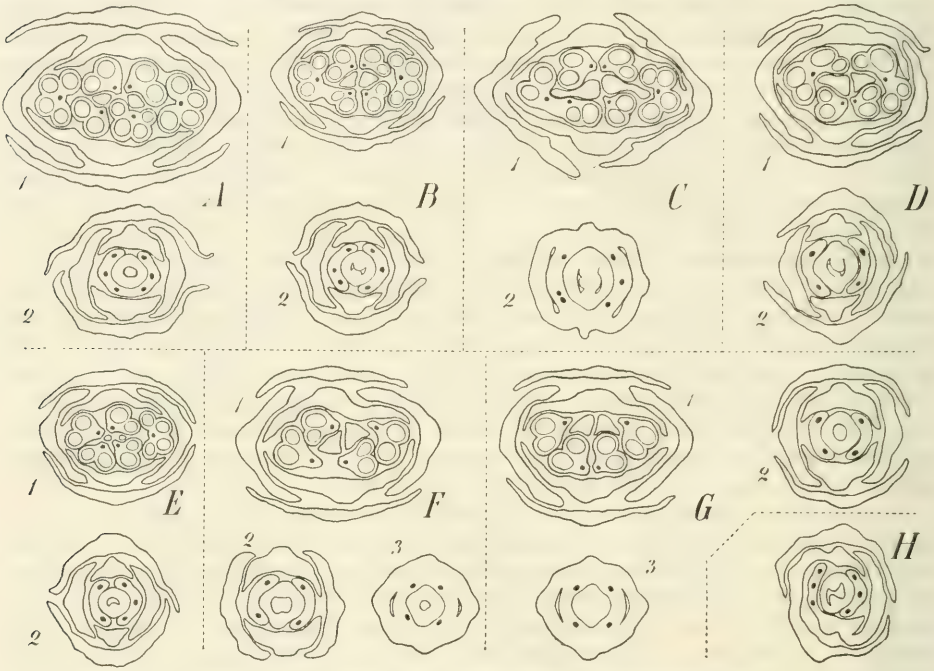


Fig. 35. Mikrotomschnitte von *Adlumia fungosa*. Erläuterung im Text.

lanisia graveolens, die EICHLER liefert (l. c., Taf. VII, Fig. 16), stimmt auch insofern mit dem vorliegenden Fall überein, als hinten in der Blüte zwei der drei medianen Glieder unten mit einander vereint sind, offenbar infolge gerade vorsichgehender Spaltung. Dass auch bei der hier in Betracht kommenden *Corydalis*-Blüte die Überzähligkeit im Androeceum durch reichere Aufteilung der normal zweigliedrigen Medianprimordien hervorgerufen ist, unterliegt nicht dem geringsten Zweifel. Hierdurch ist aber bei den *Fumarioideae* ein neues Strukturverhältnis konstatiert, das davon zeugt, dass der Grundplan ihres Androeceums derselbe ist wie bei den *Cruciferae*.

In der entwickelten Fumarioideen-Blüte begegnen uns also bei genauerer Untersuchung eine ganze Menge teils mehr zufälliger, teils aber normal auftretender Struktureinzelheiten, die jede für sich bestimmt dafür sprechen, dass die sechs Staubblätter verschiedenen Quirlen angehören, und die, mit einander zusammengestellt, unbedingt grössere Bedeutung beanspruchen als der einzige Umstand, dass die Staubblätter simultan angelegt werden. Eine simultane Anlage der Staubblätter kam auch bei *Hypecoum* vor, wo jedoch die Blüte im entwickelten Zustande Bauverhältnisse aufzuweisen hatte, die deutlich dartaten, dass es sich um zwei Staminalkreise handelt, und auch bei den *Cruciferae* tritt, wie bereits hervorgehoben, die Dizyklie erst auf weiter vorgeschrittenen Entwickelungsstufen scharf hervor. Dass sie sich bei den *Fumarioideae* nicht von Anfang an geltend macht und auch später wenig ausgeprägt ist,[1] kann sehr gut auf der Zusammenziehung der Staubblattkreise zu einem komplexen Quirl beruhen, wie es Čelakovský annimmt, und ferner auf der für sämtliche Gattungen charakteristischen Neigung der Glieder des inneren Zyklus, sich mit denen des äusseren zu verbinden. Wo diese Neigung weniger hervortritt, wie bei *Dicentra*, haben wir auch gesehen, dass schon in ziemlich jungen Knospen die Anordnung der Gefässbündel in der Blütenachse bestimmt auf Dizyklie hindeutet. — Ich hege deshalb kein Bedenken, das Androeceum der *Fumarioideae* als aus zwei Quirlen zusammengesetzt aufzufassen, einem äusseren transversalen und einem inneren medianen, dessen paarige und monothecische Glieder sich jedoch schon bei ihrer Anlage mit den Staubblättern des äussern zu zwei seitlichen Phalangen vereinen.

Dass diese Auffassung derjenigen von Asa Gray und Eichler vorzuziehen ist, wird auch durch einige von alters her bekannte Anomalien bekräftigt. In einer Blüte von *Corydalis solida* fand Godron (1864, 279, Note) die beiden Staubblattphalangen in sechs vom Grunde ab vollkommen getrennte Petalen verwandelt. In vergrünten Blüten von *Dicentra spectabilis* beobachtete Wydler (1859, 290), dass, während die dithecischen Staubblätter als ganze Spreitenblätter entwickelt waren, die monothecischen hingegen halbiert und in der Weise ungleichseitig auftraten, dass zwei paarweise zusammengehörige gemeinsam ein Blatt mit symmetrischer Spreite bildeten. Schliesslich fand Kirschleger (1854, 545) in ähnlichen Blüten derselben Pflanze die vier monothecischen Staubblätter paarweise mit einander zu zwei medianen tief gespaltenen Filamenten vereint, deren Schenkel je eine verkümmerte einfächerige Anthere trugen. — In Verbindung hiermit mag auch hervorgehoben werden, dass Eichler (1865, 513 ff., Taf. IX) in durchwachsenen Blüten von *Cleome spinosa* ein innerhalb der Krone befindliches medianes Blatt bald ungeteilt und als Kronblatt mit symmetrischer Spreite ausgebildet, bald aber zweigespalten fand, wobei die Hälften entweder die Gestalt typischer Staubblätter besassen, oder auch kronblattähnlich waren, dann aber die in umstehender Fig. 36 angegebene Form zeigten. Bezüglich ihrer unsymmetrischen Spreite und der Randläufigkeit der Hauptrippe sind diese Halbblät-

[1] In der geöffneten Blüte von *Dicentra spectabilis* ist jedoch deutlich zu sehen, dass die vier monothecischen Staubblätter höher hinauf inseriert sind als die zwei dithecischen: sie decken nämlich die Basalteile der Filamente dieser letzteren.

ter offenbar ein vollkommenes Gegenstück der monothecischen Staubblätter in WYDLER's eben erwähnten *Dicentra*-Blüten. Die angeführten Anomalien deuten also mit Bestimmtheit darauf hin, dass die vier monothecischen Staubblätter zu je zweien medianen Blattorganen entsprechen. Unter solchen Verhältnissen lässt sich aber schwerlich annehmen, dass diese Staubblätter demselben Quirl wie die dithecischen angehören, weil die Stellung der Krone fordert, dass ein auf sie folgender tetramerer Wirtel diagonal steht.

Wenn es somit als hinreichend klargestellt anzusehen ist, dass die vier monothecischen Staubblätter einen den beiden medianen Staubblättern bei *Hypecoum* und den medianen Staminalpaaren der *Cruciferae* entsprechenden inneren Quirl repräsentieren, so bleibt noch die Frage zu beantworten, ob man mit BAILLON die Vierzähligkeit und die halbierten Antheren als auf Spaltung zweier ursprünglich einfacher Staminalblätter zurückführbar ansehen oder ob man sich lieber ČELAKOVSKÝ anschliessen soll, der die Tetramerie als primär und die monothecische Ausbildung der Anthere als Glied eines Reduktionsprozesses betrachtet, dessen Schlussphase zwei mediane dithecische Staubblätter darstellen sollten.

Fig. 36.
Ein kronblattähnliches mediales Staminodialpaar von *Cleome spinosa*.
(Nach EICHLER.)

Sowohl der ausgeprägte Randverlauf der Gefässbündel wie die halbierte Beschaffenheit der Antheren lässt sich unstreitig leichter durch BAILLON's Auffassung erklären, mit der auch die soeben erwähnten Anomalien besser übereinstimmen, wenngleich sie offenbar auch mit der Ansicht ČELAKOVSKÝ's nicht unvereinbar sind. Da es sich ausserdem gezeigt hat (siehe Note S. 129), dass durch Spaltung der medianen Staubblätter bei *Hypecoum* tatsächlich zuweilen ein Androeceum zustande kommt, welches auch in den erwähnten Einzelheiten der Struktur mit dem der Fumarioideen übereinstimmt, so mag man wohl im Anschluss an BAILLON den Staubblattapparat der Fumarioideen am richtigsten als aus dem der Hypecoideen durch fortgesetzte Entwickelung der Duplizität hervorgegangen auffassen, die sich dort bei den Gliedern des medianen Kreises verspüren lässt.

Da das Gynaeceum immer aus zwei transversalen Karpiden besteht (betreffs näherer Einzelheiten in seinem Bau verweise ich auf die vorhandene Literatur), wird die Blütenformel der Fumarioideen:

$$S\ 2,\ C\ 2 + 2,\ A\ 2 + 2^{(1/2,1/2)},\ G\ 2.$$

Die Bezeichnung $2^{(1/2,1/2)}$ soll das Verhältnis veranschaulichen, dass die Glieder des inneren Staminalquirls aus je zwei halben Staubblättern bestehen, die zum Unterschied von *Hypecoum* von einander getrennt sind. Dass sie sich statt dessen mit den Gliedern des äusseren Kreises vereint haben, hat in der Formel nicht zum Ausdruck kommen können. Wie schon hervorgehoben, hat ČELAKOVSKÝ zahlreiche Beispiele einer solchen Vereinigung von Blättern angeführt, die verschiedenen Wirteln angehören. — Schliesslich will ich auf die in einer *Adlumia*-Blüte vorkommende Anomalie hin-

weisen, die durch Fig. 35 H illustriert ist, und die darin besteht, dass eins der Kelchblätter mit einem äusseren Kronblatt verwachsen ist, und dieses seinerseits mit einem inneren, sowie dass das zweite der äusseren Kronblätter mit dem zweiten inneren verwachsen ist und dieses seinerseits mit einer der Staubblattphalangen.

Zum Unterschied von den übrigen Unterfamilien zeichnen sich die *Fumarioideae* durch folgendes aus:

1:o. Die Kelchblätter, die klein und abgeflacht sind, bedecken in der ausgewachsenen Blütenknopse bloss einen geringen Teil der Krone.

2:o. Die Kronblätter sind verschieden geformt und ungeteilt.

3:o. Die äusseren Androeccalanlagen sind schwächer als die inneren: erstere sind immer durch einfache, bei *Adlumia* oft fehlschlagende Staubblätter vertreten; letztere hingegen stellen Staubblattpaare dar, deren Glieder indessen monothecisch und fast immer vereint sind, jedoch nicht unter einander, sondern mit den Staubblättern der äusseren Anlagen.

Überblick über den Bau der Papaveraceen-Blüte.

Das Perianth besteht aus drei distinkten, mit einander alternierenden Quirlen. Von diesen ist nur der äusserste als Kelch ausgebildet; die übrigen sind korollinisch, selten staubblattartig.

Kelch. — Da der Blüte gewöhnlich zwei transversale, wenn auch zuweilen unterdrückte Vorblätter vorangehen, so stehen bei Dimerie die Kelchblätter in der Regel median; bei der typisch vorblattlosen Gattung *Bocconia* stehen sie hingegen transversal. Bei Trimerie fällt das eine Kelchblatt hinten in die Mediane. — Bei den Papaveroideen umschliessen die grossen, bootförmigen Sepalen die Krone auch in vollentwickelten Knospen ganz und gar; bei den übrigen Unterfamilien bedecken sie nur einen geringen Teil des zweiten Perianthkreises, welcher deshalb während des Knospenstadiums meist lange grün bleibt, und auch darin einem Kelch ähnlich ist, dass er die inneren Organe der Knospe fest umschliesst.

Krone. — Die beiden korollinischen Perianthkreise sind mit dem Kelch isomer. Wenn man von den unregelmässig gelappten Kronblättern des *Chelidonium majus* v. *laciniatum* und gewisser *Papaver*-Varietäten absieht, sind die Blätter des äusseren Kronenquirls immer einfach, und dasselbe ist in der Regel mit denen des inneren der Fall. Im scharfen Gegensatz hierzu steht jedoch *Sanguinaria*, wo bloss selten eins der inneren Kronblätter einfach angetroffen wurde; in normalen Fällen ist jedes von ihnen gespalten,

und zwar meistens in 3, nicht selten jedoch in 4 oder 2 Blätter, die sich wie selbständige Petalen verhalten. Ist es bei Zweiteilung geblieben, wofür auch gewisse *Eschscholtzia*-Arten ausnahmsweise ein Beispiel liefern, so zeigt das Perianth betreffs Zahl und Anordnung der Blätter Übereinstimmung mit dem der *Cruciferae*. Die seichte Dreilappigkeit, bzw. tiefe Dreiteilung der äusseren sowie der inneren Petalen bei *Hypecoum* ist als eine sekundäre Erscheinung zu bezeichnen, die durch lange fortgesetztes Wachstum, bzw. durch lebhafte Neubildung an den Blatträndern, hervorgerufen ist. — Wenn man von dem soeben erwähnten Verhältnis bei *Sanguinaria* absieht, so sind bei den *Papaveroideae* wie bei den *Pteridophylloideae* die Blätter beider Wirtel in gleicher Weise ausgebildet; bei den übrigen Unterfamilien herrscht hingegen Heteromorphie. Bei den *Fumarioideae* wird diese besonders durch Spornbildung oder sackähnliche Erweiterung am Grunde der äusseren Petalen hervorgerufen, wovon sich jedoch eine, wenngleich schwache Andeutung auch teils bei *Sanguinaria*, teils bei *Hypecoum* vorfindet; dieselbe sackartige Auftreibung tritt uns übrigens sehr oft in dem entsprechenden Perigonwirtel der *Cruciferae* entgegen. Bei *Hypecoum* wird die Heteromorphie durch eine eigentümliche, im Dienst der Pollination stehende Ausbildung des Mittellappens der inneren Petalen gesteigert. — Die Gattungen *Macleaya* und *Bocconia* sind scheinbar apetal, indem sowohl die äusseren wie die inneren Kronblätter konstant die Gestalt typischer Staubfäden angenommen haben. Unter ungünstigen äusseren Bedingungen tritt dasselbe bei einer Mehrzahl anderer Papaveroideen-Gattungen ein, zumal betreffs der Blätter des inneren Kronenquirls, zuweilen aber auch im äusseren, z. B. bei *Papaver* und *Roemeria*. Wirklicher Abort von Petalen, dem stets deren Umwandlung in Staubblätter vorausgeht, ist bloss bei *Meconella* und in äusserst stark reduzierten Blüten von *Bocconia* und *Roemeria* beobachtet. Die staminale Ausbildung der Kronblätter bei *Macleaya* und *Bocconia* und die Leichtigkeit, womit diese Blattorgane bei zahlreichen anderen Gattungen sowohl in der Natur wie auf experimentellem Wege sich in Staubblätter umgestalten lassen, sind Umstände, die darauf hindeuten, dass die Papaveraceen-Blüte nicht weit von dem primitiven Typus entfernt ist, wo die auf einen kelchähnlichen Perianthwirtel folgenden Organe normal als Sexualblätter ausgebildet sind.

Das **Androeceum** ist überall als aus zwei untereinander und mit dem Perianth alternierenden Quirlen zusammengesetzt aufzufassen. Betreffs seiner Ausbildung im Einzelnen treten jedoch sehr wechselnde Verhältnisse auf. Kaum bei einer einzigen Gattung lässt sich mit voller Bestimmtheit behaupten, dass das Androeceum dem reinen Grundtypus, d. h. der einfachen Formel 2 + 2 (bez. 3 + 3) entspricht. Möglicherweise ist dies jedoch bei *Hypecoum* der Fall, nämlich unter der Voraussetzung, dass die Duplizität, die sich bei den Staubblättern des inneren Wirtels sowohl bei ihrer Anlage wie in dem häufigen Vorhandensein doppelter Gefässbündel und der zuweilen beobachteten vollständigen Zweiteilung (siehe Note S. 129) geltend macht, als Ausdruck einer angefangenen oder durchgeführten Doublierung ursprünglich einfacher Glieder aufzufassen ist. Dies scheint tatsächlich eher annehmbar, als dass die Duplizität auf unvollständige Verschmelzung von vier paarweisen Staubblättern zurückzuführen sein sollte.

Bei den *Fumarioideae* besteht der innere Quirl aus vier Staubblättern, die sogar schon bei ihrer Anlage mit den Gliedern des äusseren Staminalquirls, wenigstens am Grun-

de, in Verbindung treten, und infolge dessen etwas weiter von der Medianlinie entfernt stehen. Dass sie dennoch höchst wahrscheinlich Teilungsprodukte medianer Staubblätter sind, ergibt sich aus dem Verlauf des Gefässbündels am medianen Filamentrande und dem Fehlen der medianen Theca, sowie auch daraus, dass die Antheren immer paarweise zusammenstehen, was auch meist bei den entsprechenden Gefässbündeln in ihrem Verlaufe durch die Blütenachse der Fall ist; es wird auch durch gewisse Anomalien bekräftigt, z. B. durch das bei *Adlumia* öfters beobachtete Verhältnis, dass zwei monothecische Staubblätter zu einem dithecischen medianen vereint auftreten. Dass die vier monothecischen Staubblätter der *Fumarioideae* jedenfalls mit den beiden medianen von *Hypecoum* identisch sind, lässt sich unwiderleglich dadurch beweisen, dass auch diese letzteren zuweilen vollständig zweigeteilt auftreten, wobei die Hälften ganz dieselben Struktureinzelheiten zeigen wie die betreffenden Fumarioideen-Staubblätter (siehe Note S. 129). Bei den *Hypecoideae* und *Fumarioideae* ist der äussere Androecealquirl schwächer als der innere, was sich nicht nur darin zu erkennen gibt, dass er stets durch einfache Glieder vertreten ist, sondern auch darin, dass wenn Defekte im Androeceum vorkommen, diese immer, wie wir bei *Hypecoum* und *Adlumia* gesehen haben, den äusseren Quirl treffen.

Bei den *Pteridophylloideae* und *Papaveroideae* mit Ausnahme der Gattung *Sanguinaria* ist dagegen der äussere Quirl immer der kräftigste. Bei den *Pteridophylloideae* besteht er also aus vier paarweise einander genäherten Staubblättern, während der innere in der Regel ganz und gar fehlt. In einem einzelnen Fall wurde jedoch an der einen Seite der Blüte Vertretung dieses letzteren Quirls durch ein Staubblatt angetroffen, und da dieses seinen Platz exakt in ihrer Medianlinie hatte, muss man annehmen, dass der innere Quirl, wenn er innerhalb dieser Gruppe ausnahmsweise zur Entwickelung kommt, aus einfachen Gliedern besteht. Der äussere Androecealkreis setzt sich, wie erwähnt, bei *Pteridophyllum* aus mitten vor den äusseren Petalen stehenden Staubblattpaaren zusammen. In einer dreizähligen Blüte (Fig. 28, 2, S. 115), deren Trimerie offenbar auf Spaltung, bzw. Interposition von Organen längs des Radius zurückzuführen ist, der in der Figur vorn in die Mediane fällt, trifft man jedoch innerhalb des dort hinzugekommenen äusseren Kronblattes kein Staubblattpaar, sondern einen einzelnen, exakt in der Medianlinie stehenden Staubfaden. Dass dies nicht auf Verschmelzung zweier paarweise zusammengehörender Staminalglieder beruht, sondern darauf, dass das fragliche Staubblatt eine ursprünglich einfache Organanlage darstellt, die infolge Mangels an Baumaterial keiner Spaltung unterlag, geht zur Genüge daraus hervor, dass die Spaltung des vorderen Kelchblattes unvollständig ist, sowie auch daraus, dass das ausserhalb des Staubblattes befindliche äussere Kronblatt, wie ebenfalls das innerhalb desselben stehende Karpid, geringere Breite als gewöhnlich besitzt. Das vorliegende Verhältnis ist also eine kräftige Stütze für die Auffassung, dass auch der äussere Staubblattquirl bei *Pteridophyllum* aus einfachen Primordien besteht, die jedoch in normal gebauten Blüten immer kongenital doubliert auftreten.

Bei den *Papaveroideae* ist das Androeceum bedeutend reicher entwickelt. Die trimeren Gattungen *Meconella*, *Canbya* und *Hesperomecon*, wie auch die dimere *Bocconia frutescens*, zeigen jedoch immerhin einen verhältnismässig einfachen Bau und haben die schönsten

Übergänge von den soeben erwähnten Gruppen zu den komplizierten Verhältnissen aufzuweisen, die bei zahlreichen anderen Gattungen herrschen. Wir wollen zuerst den inneren Androecealquirl betrachten. Bei *Meconella oregana* und *denticulata* kommt er nie zur Entwickelung. Dass er dennoch hier wie sonst überall innerhalb der Familie mit zum Organisationsplan der Blüte gehört, geht daraus hervor, dass er oft, wenngleich in unvollständiger Gestalt, bei *Meconella octandra* wie auch bei den *Canbya*-Arten vorhanden, sowie dass er bei *Meconella californica* fast immer vollzählig ist. Letzteres ist auch bei der untersuchten *Hesperomecon*-Art der Fall. Bei diesen drei Gattungen ist er jedoch fast ausnahmslos durch einzelne, in die Mittellinie der inneren Petalen fallende Staubblätter vertreten. Die Anlagen des inneren Androecealquirls treten folglich hier ungeteilt auf. Das Diagr. 12 von *Hesperomecon* (Taf. 26) gibt einen unzweideutigen Fingerzeig, wie die folgende Entwickelung eingeleitet wird. Hinten in der Blüte trifft man nämlich hier über dem inneren Kronblatt statt eines einzelnen Staubblattes zwei neben einander stehende, deren Gefässbündel unmittelbar unter dem Insertionspunkt zusammenfliessen. Ein Blick auf die Diagrammserie im Ganzen zeigt, dass hier nicht von einer Verschmelzung zweier ursprünglich freier Staminalglieder die Rede sein kann, sondern dass im Gegenteil eine kollaterale Doublierung in der unter normalen Verhältnissen ungeteilten Androecealanlage eingetreten, was ferner noch dadurch bekräftigt wird, dass das entgegengestellte innere Kronblatt etwas grössere Breite als die beiden anderen besitzt. — Bei der Mehrzahl der übrigen Papaveroideen findet man in der Regel innerhalb der inneren Kronblätter je zwei oder mehrere Staubblätter. Wenn bloss zwei vorhanden sind, stehen sie immer paarweise zusammen, und zuweilen, z. B. in Diagr. 12 & 16 von *Argemone mexicana* (Taf. 23), findet man sie dann ebenso wie in der soeben erwähnten Blüte von *Hesperomecon* am Grunde vereint oder noch höher hinauf. Falls dagegen eine grössere Anzahl vorhanden ist, so stehen die beiden zuerst angelegten mehr oder weniger von einander entfernt, so dass sie oft mitten über die Ränder des Kronblattes fallen; auf sie folgt gewöhnlich ein zwischen ihnen befindliches drittes, auf das dann wieder zwei paarige folgen, die ihren Platz innerhalb der Glieder des ältesten Paares haben. Eine solche Gesetzmässigkeit ist besonders bei *Eschscholtzia* anzutreffen; im Ganzen herrscht aber grosse Variation, wenigstens was die Gruppierung der inneren Glieder betrifft, z. B. bei *Papaver*, *Sanguinaria* und *Chelidonium*, bezüglich welch letzterer Gattung übrigens hervorzuheben ist, dass die fraglichen Staminalgruppen in der Regel nicht mit paarigen Gliedern, sondern mit einem einzelnen anfangen. — Was den äusseren Androecealquirl betrifft, so ist er bei *Meconella oregana* und *denticulata* sowie bei *Canbya candida* und übrigens auch sehr oft bei *Bocconia frutescens* nur durch sechs, bzw. vier Staubblätter vertreten, die zu zweien innerhalb der äusseren Kronblätter gestellt sind. Bei den erwähnten *Meconella*-Spezies stehen sie deutlich zu Paaren genähert, und bei *M. oregana* haben sich in nicht weniger als 65 % der untersuchten Blüten, die alle wohlentwickelten Pflanzen aus natürlichen Standorten angehören, die Glieder eines solchen Paares mehr oder weniger eng vereint oder durch ein einfaches Staubblatt ersetzt gezeigt. Bei dieser Art weist also der äussere Androecealquirl eine starke Tendenz auf, ebenso wie bei den *Hypecoideae* und *Fumarioideae*, d. h. mit ungeteilten Anlagen, aufzutreten. Dasselbe Verhältnis ist zuweilen auch bei *Canbya aurea* zu konstatieren, im allgemeinen findet man aber hier

die beiden paarweise zusammengehörenden Glieder nicht nur vollkommen getrennt, sondern auch so weit von einander entfernt, dass sie ungefähr über die Ränder der äusseren Kronblätter fallen. Bei fast allen übrigen Papaveroideen ist jedoch der äussere Androecealquirl normal durch Staubblattgruppen vertreten, die entweder drei Glieder — so fast konstant bei *Meconella californica* — oder eine unbestimmte, oft sehr grosse Anzahl enthalten. Die Gruppen haben dann gewöhnlich nahezu dieselbe periphere Ausdehnung wie die Basalpartien der äusseren Petalen und kommen dadurch, besonders in ihren inneren Teilen, oft in Kontakt mit den Flanken der inneren Gruppen, woraus wiederum folgen kann, dass im Inneren des Androeceums Staubblätter anzutreffen sind, die mitten vor einem Kronblattintervall stehen, was dagegen in seinen äusseren Partien nie der Fall ist. In stark polyandrischen Blüten kann es somit schwierig, ja oft ganz unmöglich sein, die Grenzen zwischen den verschiedenen Staminalgruppen zu ziehen; bei weniger reicher Ausbildung des Androeceums lässt es sich jedoch ohne Schwierigkeit ausführen, und zwar bei polyandrischen *Eschscholtziae* um so leichter, weil beim Abfallen der Krone jede Staubblattgruppe mit dem aussen davor stehenden Kronblatt verbunden bleibt. Die Anordnung der Glieder in den äusseren Staubblattgruppen zeigt zuweilen, z. B. bei *Hesperomecon* und *Eschscholtzia*, dieselbe Gesetzmässigkeit, die soeben für die inneren angegeben wurde, im allgemeinen herrscht jedoch gleichwie bei diesen grosse Variation, besonders betreffs der inneren Glieder, und in bezug auf *Sanguinaria* ist ausserdem zu bemerken, dass die äusseren Staminalgruppen nicht wie bei übrigen Gattungen mit zwei weit abstehenden Gliedern anfangen, sondern in der Regel mit einem unpaarigen oder zwei eng zusammengezogenen.

Wenn, wie bei *Eschscholtzia*, eine Regelmässigkeit sich nicht nur in der Anordnung der Staubblätter sondern auch in ihrer Entstehungsfolge geltend macht, die gerade bei der erwähnten Gattung besonders deutlich hervortritt, so kann es gelingen das Androeceum in eine grössere Anzahl von Quirlen zu zerlegen. Bei den mit dimerem Perianth ausgestatteten Typen sind jedoch diese Quirle nie, wie man bisher angab, vier- und sechszählig, sondern durchgehends zweizählig. Die vier ältesten Staubblätter befinden sich nämlich nie, wie man behauptete, bzw. für seine theoretische Anschauung annehmen zu dürfen glaubte, in den Kronblattinterstitien und bilden folglich keinen diagonalen vierzähligen Quirl, sondern stehen immer zu je zweien innerhalb der äusseren Petalen, auch wenn sie bei polyandrischen Formen so weit auseinander gerückt sind, dass sie über die Ränder dieser Petalen fallen. Auf diese vier Staubblätter folgt kein sechszähliger Quirl, sondern in erster Linie bloss vier Staubblätter, die noch deutlicher innerhalb der inneren Kronblätter Paare bilden. Auf diese doublierten Wirtel folgen dann in steter Alternation zwei nicht doublierte, darauf wieder zwei doublierte, u. s. w., wie es die S. 13 mitgeteilte Fig. 4 angibt. Im allgemeinen herrscht jedoch sowohl in der topographischen Anordnung der Staubblätter wie in ihrer Entstehungsfolge ein so grosser Wechsel — in gewissen Diagrammserien lassen sich also kaum zwei Blüten von identischem Bau antreffen — dass eine Zerlegung des Androeceums in eine Mehrzahl von Quirlen ganz unausführbar wird, und selbst wo sie möglich ist, besitzen doch diese Quirle, wie bei zahlreichen Gattungen dargelegt wurde, eine gar zu geringe Selbständigkeit. Überhaupt lässt sich als Regel nur angeben, dass die Initialglieder der äusseren

Staminalgruppen etwas früher als die der inneren angelegt werden, sowie dass innerhalb jeder Gruppe die Entwickelung neuer Glieder zentripetal fortschreitet. Die Zerlegung des Androeceums in je zwei alterni- und episepale Gruppen ist tatsächlich die einzig vernunftgemässe. — Dass diese Gruppen nichts anderes sind, als eine durch fortgesetzte Verzweigung erreichte reichere Ausbildung derselben Androeceal-anlagen, die bei den am einfachsten gebauten Typen einfache oder höchstens paarige Staubblätter hervorbringen, und dass das Androeceum folglich nur aus zwei Quirlen besteht, ergibt sich aus einer ganzen Reihe von Tatsachen. So erklärt sich die ausserordentlich grosse Abwechslung in der Topographie des Androeceums bei einer und derselben Art am leichtesten und natürlichsten dadurch, dass die Verzweigung der Staminalgruppen in mancherlei Weise variiert worden ist. Auch der Umstand, dass die Karpidstellung des mit dem Perianth isomeren Gynaeceums sich bei demselben Typus immer konstant verhält und also von der Zahl und Stellung der einzelnen Staubblätter unabhängig ist, lässt sich kaum irgendwie anders erklären als dadurch dass die Staminalgruppen, d. h. die grossen und ursprünglichen Einheiten im Androeceum und nicht die einzelnen Staubblätter oder die soeben erwähnten Quasiwirtel auf die Orientierung bestimmend eingewirkt haben. Dass die Staubblattgruppen wirklich ursprünglich einfache Anlagen repräsentieren, geht auch aus dem in fast allen Diagrammserien hervortretenden Umstand hervor, dass polyandrische Typen, und zwar besonders annuelle, so bald sie in der Natur oder durch experimentelle Anordnungen unter ungünstige Bedingungen geraten, mit grösster Leichtigkeit ihren Blütenbau in der Weise modifizieren, dass die Glieder der Gruppen immer geringzähliger werden, so dass zuletzt eine vollkommene oder doch nahezu vollständige Übereinstimmung mit dem Grundtypus eintritt: die inneren Gruppen sind dann sehr oft durch einzelne Staubblätter vertreten, die äusseren durch Staminalpaare, deren Glieder zuweilen Tendenz zur Verschmelzung zeigen. Hier ist auch an die bei *Roemeria* beobachtete besonders interessante Erscheinung zu erinnern, dass die Blütenachse, wenn die Staubblätter eliminiert sind, zwei transversale und zwei mediane wulstartige Erhebungen aufweist, die offenbar nichts anderes sind als die steril gewordenen ursprünglichen Androeceal-anlagen. Schliesslich ist hervorzuheben, dass man bei sämtlichen Gattungen, und zwar bei vielen auffallend oft, zwei Staubblätter mehr oder weniger intim mit einander vereint findet, die entweder neben einander oder das eine innerhalb des anderen stehen, so dass alle Zwischenstufen von ganz getrennten Gliedern bis zu vollkommen verschmolzenen anzutreffen sind. In einer Menge von Fällen, besonders wenn es sich um depauperierte Individuen handelt, beruht diese Erscheinung, die sich also durch Auftreten von Staubblättern mit gespaltener oder doppelter Anthere, oft auch durch zweiteiliges Filament äussert, offenbar nicht auf Spaltung, sondern im Gegenteil auf Verschmelzung; da sie sich aber sehr oft auch in Blüten konstatieren lässt, wo die Zahl der Staubblätter die für die betreffende Art normale übersteigt, wie bei *Eschscholtzia* und besonders häufig in den meist polyandrischen Blüten von *Macleaya cordata*, so wird ersichtlich, dass die Erscheinung überaus oft auf einer in entgegensetzter Richtung gehenden Prozedur beruht, also wirklich auf Spaltung und Verzweigung. Jedenfalls nehmen dergleichen Doppelstaubblätter, wie für die Mehrzahl von Gattungen nachgewiesen wurde, nie einen solchen Platz im Androe-

ceum ein, dass die in ihnen einbegriffenen Glieder sich zu verschiedenen Gruppen hinführen lassen, oder wenigstens nicht zu ungleichwertigen;[1] im Gegenteil gehören sie fast ausnahmslos derselben Gruppe an. Auch wenn die fragliche Erscheinung die Folge einer Verschmelzung ist, macht sie also durch ihr allgemeines Vorkommen einen handgreiflichen Beweis dafür aus, dass die in eine Gruppe eingehenden Staubblätter ein und demselben Primordium angehören. — Auch bei den *Papaveroideae* ist also das Androeceum als aus bloss zwei mit dem Perigon alternierenden Kreisen aufgebaut anzusehen, deren Anlagen aber infolge Verzweigung in verschiedenen Richtungen oft aus einer grossen Anzahl von Gliedern zusammengesetzt sind.

Gynaeceum. — Bei den *Pteridophylloideae*, *Hypecoideae* und *Fumarioideae* besteht das Gynaeceum aus nur zwei mit den inneren Staubblättern alternierenden, also alternisepalen Karpiden. Auch bei der Mehrzahl der *Papaveroideen* ist der Karpidkreis mit den übrigen Quirlen der Blüte isomer, und bei der weit überwiegenden Anzahl solcher Gattungen ist auch die Stellung der Karpiden konstant dieselbe wie bei den vorerwähnten Unterfamilien. Nur bei *Canbya*, *Meconella* und *Hesperomecon* stehen die Fruchtblätter episepal, ganz als ob nur ein Staminalkreis, und zwar der äussere, vorhanden wäre. Tatsächlich ist hier der innere entweder ganz unterdrückt, wie bei *Meconella oregana* und *denticulata*, oder im Vergleich mit dem äusseren so schwach entwickelt, dass dieser allein die Orientierung der Karpiden beeinflusst. Dass analoge Verhältnisse eine derartig veränderte Karpidstellung hervorrufen können, haben wir bei auf experimentellem Wege reduzierten Blüten von *Bocconia*, *Roemeria* und *Glaucium* gesehen. — Bei einigen Papaveroideen kommt jedoch im Gynaeceum Pleiomerie vor. Stärker ausgeprägt ist sie jedoch nur bei *Platystemon*, wo die geringste bisher beobachtete Karpidenanzahl fünf ist, und bei *Papaver*. Weniger hervortretend ist sie bei *Romneya* und *Meconopsis*; und die übrigen pleiomeren Typen zeigen, wie aus den bezüglichen Diagrammserien ersichtlich ist, zahlreiche Übergänge zur Isomerie; sogar bei *Papaver* ist übrigens bei der Mehrzahl der einer Hungerkultur angehörenden Individuen die Karpidenzahl auf zwei herabgebracht worden. Die Pleiomerie ist für keine der natürlichen Gruppen irgendwie kennzeichnend, in die die Papaveroideen zerfallen; vereinzelt kommt sie dagegen in der Mehrzahl von ihnen vor. Es ist dabei hervorzuheben, dass sie solche Gattungen einer Gruppe kennzeichnet, die die grössten Blüten und zugleich das am reichsten gegliederte Androceum besitzen, und sie scheint somit mit einer üppigeren Ausbildung der Blüte überhaupt verbunden zu sein. Zu demselben Ergebnis gelangt man bei Untersuchungen innerhalb der Gattungen und Arten, indem die Pleiomerie, wenn sich eine Tendenz dazu vorfindet, in der Regel bei luxuriierenden Formen oder Individuen ausgeprägt ist, während sie bei normal oder schwach entwickelten in Isomerie übergeht. Dass die Pleiomerie des Pistills auf denselben Verhältnissen wie die Polyandrie, also auf Spaltungen beruht, ist mehr als wahrscheinlich. Karpidenspaltungen lassen sich nämlich oft, z. B. bei kräftigen Individuen von *Papaver*, direkt aufweisen, indem zwei unmittelbar neben einander liegende Karpiden schmäler als die

[1] Dass Glieder, die zwei äusseren Gruppen angehören, nach dem Verschwinden der inneren Gruppen zu Staubblättern verschmelzen, die sich an deren Platz stellen, wie wir es bei *Bocconia* und *Canbya* gesehen haben, kommt hier nicht in Betracht, weil die betr. Vereinigung eine unmittelbare Folge des erwähnten Abortes ist.

anderen und durch eine schwächere Plazenta und einen unvollständigen Narbenstrahl getrennt sind. Wenn sich in solchen Blüten, deren Fruchtblätter im Gegenteil die für die betreffende Art normale Anzahl untersteigt, zwei an einander grenzende Karpiden in derselben Weise verhalten, so beruht dies offenbar nicht auf Spaltung sondern auf Verschmelzung; da wir aber in der Taf. 11 abgebildeten Hungerkultur von *Papaver Rhoeas* gesehen haben, dass die beiden Karpiden, die das endgültige Resultat der Verschmelzung darstellen, konstant die Stellung einnehmen, die für das dimere Pistill innerhalb der Papaveraceen-Familie überhaupt bezeichnend ist, so muss man annehmen, dass das Gynaeceum durch das betreffende Experiment in einen Zustand zurückgeführt worden ist, der als für die Gattung *Papaver* ursprünglich anzusehen ist. Auch bei der Unterfamilie *Papaveroideae* ist deshalb das mit dem Perigon isomere Pistill als das ursprüngliche aufzufassen.

Die Blüte der Papaveraceen ist also aus sechs isomeren und mit einander alternierenden Kreisen aufgebaut, von denen der erste als Kelch, der zweite und dritte als Krone, der vierte und fünfte als Androeceum, der sechste als Gynaeceum ausgebildet ist. Dem Grundplan entspricht also die Formel:

$$S\ 2,\ C\ 2 + 2,\ A\ 2 + 2,\ G\ 2.$$

Zahlreiche Variationen kommen jedoch vor: die Zahl 2 ist bei *Romneya* und *Meconella* und verwandten Gattungen gegen 3 vertauscht; sämtliche Kronblätter sind bei *Macleaya* und *Bocconia* als Staubblätter ausgebildet; die inneren Petalen sind bei *Sanguinaria* in zwei oder mehrere ganz getrennte Blätter geteilt; die äusseren Androecealanlagen sind bei den *Pteridophylloideae* tangential zweigliedrig, während dies bei den *Fumarioideae* dagegen mit den inneren der Fall ist, und bei der Mehrzahl der *Papaveroideae* sind sowohl die äusseren wie die inneren durch Verzweigung in verschiedenen Richtungen in eine grössere Anzahl von Gliedern zerlegt; der innere Androecealquirl ist bei den *Pteridophylloideae* und bei gewissen Arten von *Meconella* unterdrückt; das Gynaeceum weist bei mehreren Papaveroideen Pleiomerie oder wenigstens Tendenz dazu auf.

Vergleich mit den übrigen Rhoeadales.

A. Cruciferae.

»Ueber den Blüthenbau der Cruciferen ist so viel geschrieben worden, dass ausser den Nadelhölzern kaum eine zweite Familie eine so weitschichtige Literatur aufzuweisen hat. Und zwar ist es nicht ein Organ der Blüthe, welches nicht der Gegenstand mehrfältiger Controversen gewesen wäre.» Mit diesen Worten leitete EICHLER seine 1865 in der »Flora» publizierte Untersuchung der Cruciferen-Blüte ein. Durch

diese Untersuchung, die die früher aufgestellten Theorien kritisch behandelt und die sich sowohl auf sorgfältige entwickelungsgeschichtliche Beobachtungen, als auch auf umfassende vergleichende Studien gründet, ist indessen der Blütenbau der betreffenden Familie in der Mehrzahl der Punkte befriedigend aufgehellt worden.

Das Perianth der Cruciferen-Blüte besteht aus drei Quirlen, von denen jedoch, im Gegensatz zu den *Papaveraceae*, zwei als Kelch und nur einer als Krone ausgebildet ist.

Dass die vier Sepalen zwei Quirlen entsprechen, geht daraus hervor, dass die medianen früher angelegt werden, und dass sie, falls nicht ausnahmsweise die Präfloration offen ist, in der Knospe immer die transversalen decken. Diese sind also den äusseren Kronblättern der Papaveraceen morphologisch äquivalent; durch die an ihrem Grunde vorkommenden, zuweilen tief sackartigen Ausbuchtungen gleichen sie auch den betreffenden Blattorganen gewisser Fumarioideen.

Die Krone entwickelt sich aus vier distinkten Blattanlagen, welche nach Eichler anscheinend zu gleicher Zeit entstehen und mit den vier Kelchblättern gekreuzt sind. Auf zwei dimere Kelchkreise sollte also ein tetramerer, diagonal stehender Kronenkreis folgen. Auf diesen Umstand werden wir gleich zurückkommen. — Zuweilen sind die Kronblätter in Staubfäden umgebildet (so bei einer Form von *Capsella bursa pastoris*) oder ganz unterdrückt (Arten von *Lepidium* und *Nasturtium*).

Das Androeceum besteht aus zwei kurzen und vier langen Staubblättern, sämtlich im Gegensatz zu denen der Papaveraceen mit introrsen Antheren versehen. Dass sie zwei verschiedene Quirle repräsentieren, geht schon aus ihrer Entwickelungsgeschichte hervor; noch deutlicher aber daraus, dass im ausgebildeten Zustand der Blüte die vier längeren auf einem bedeutend höheren Insertionsniveau stehen. Was die Orientierung der letzterwähnten Staubblätter betrifft, ist übrigens zu bemerken, dass sie nie und zu keiner Zeit den Blumenblättern genau anteponiert sind, sondern im Gegenteil der Mediane um so näher stehen, je jünger sie sind. Nach Eichler gehen sie tatsächlich aus zwei medianen Anlagen hervor, die anfangs durchaus einfach und gleichförmig sind, dann aber, indem sie an Breite zunehmen, in der Mitte eine Vertiefung erhalten und sich hierdurch in zwei Höcker teilen, die fortan selbständig weiter wachsen. Zuweilen, z. B. bei *Lepidium latifolium*, unterbleibt jedoch die erwähnte Teilung, wobei sich eine der medianen Anlagen oder beide zu einem einzelnen Staubblatt entwickelt. Noch öfter ist dies bei anderen *Lepidium* Arten der Fall sowie bei gewissen Arten von *Coronopus*, *Nasturtium*, *Cardamine* u. s. w., und wieder bei anderen, z. B. bei *Vella Pseudocytisus*, trifft man die betreffenden Staubblätter am Grunde paarweise vereint, höher hinauf aber getrennt an. Auch wenn diese Erscheinung nicht das Ergebnis einer unterbliebenen oder unvollständig durchgeführten Spaltung, sondern statt dessen auf eine Verwachsungsprozedur zurückführen ist und also eine Reduktionserscheinung darstellt, dürfte sie doch am richtigsten als ein Rückschritt zum primitiven Zustande aufzufassen sein. Dass die vier längeren Staubblätter zwei doublierten medianen Anlagen angehören, wird nämlich abgesehen von ihrer Entwickelungsgeschichte und ihrer paarweisen Anordnung auch dadurch bekräftigt, dass jedes dieser Primordien ausnahmsweise drei oder mehrere dithecische Staubblätter hervorbringen kann (Beispiele hierfür bei Penzig 1890), was bei gewissen Arten der Gattung *Megacarpaea* normal zu sein

scheint, sowie auch dadurch, dass die Anlagen des äusseren Kreises, die sich typisch zu einfachen Staubblättern entwickeln, nicht selten — siehe PENZIG (l. c.) und VELENOVSKÝ (1910, 863, Fig. 527 c) — paarige, zuweilen unvollständig getrennte Androecealglieder hervorbringen. — Das Androeceum der Cruciferen ist somit als aus zwei dimeren Quirlen, einem äusseren transversalen und einem inneren medianen aufgebaut zu betrachten. Ebenso wie bei den *Hypecoideae* und *Fumarioideae* ist der äussere Quirl der schwächere, und bei Arten von *Lepidium*, *Coronopus*, *Nasturtium* und *Cardamine* abortiert er oft, was wir auch nicht selten bei *Hypecoum* und *Adlumia* gefunden haben. — Bei *Atelanthera* besitzt der innere Kreis monothecische Antheren wie bei den *Fumarioideae*.

Das Gynaeceum setzt sich aus zwei transversalen Karpiden zusammen, deren Narben meistens wie bei manchen Papaveraceen kommissural und deren Plazenten durch eine sekundäre Scheidewand verbunden sind, die an diejenige bei *Glaucium* erinnert. Wenn das Pistill ausnahmsweise aus vier Karpiden besteht, beruht dies nach EICHLER auf dem Hinzutreten eines neuen, median gestellten Karpidenquirles.

Die Blüte der Cruciferen setzt sich also ebenso wie die der Papaveraceen aus drei Perianth- und drei Sexualblattquirlen zusammen. Von der Krone abgesehen sind die Quirle wie bei der überwiegenden Menge der Papaveraceen durchgehends dimer, und die Blüte zeigt überhaupt mit derselben Ausnahme nicht bloss in ihrem allgemeinen Bau, sondern auch in zahlreichen Einzelheiten der Struktur sowie in ihrer Plastik eine auffallende Übereinstimmung mit derjenigen der Papaveraceen.

Unter solchen Umständen muss man sich fragen, ob der Kronenquirl wirklich tetramer ist. Hier ist dann in erster Reihe hervorzuheben, dass der Kronteller der Cruciferen sehr oft nicht actinomorph, sondern in der Richtung der Medianlinie gestreckt ist, indem zwei Kronblattspreiten schräg nach hinten, die beiden anderen mehr oder weniger nach vorn gerichtet sind, und dass diese median gestreckte Form nach den Untersuchungen GÜNTHART's (1910, 14 ff.) keineswegs eine sekundäre Erscheinung ist, sondern im Gegenteil den ursprünglichen Zustand repräsentiert, indem der actinomorphe oder gar transversal gestreckte Kronteller, den andere Cruciferen besitzen, das Ergebnis später eintretender Umstände ist, und insbesondere dadurch bedingt wird, dass die Spreite der Kronblätter zugleich mit der Einnahme ihrer Winkelstellung zum Nagel eine Deviation in transversaler Richtung ausführt. Dass die median gestreckte Form des Krontellers die ursprüngliche ist, erklärt sich nach den sorgfältigen Untersuchungen des genannten Forschers aus der Tatsache, dass die Achsen der quer durchschnittenen Petalenwurzeln nicht den Diagonalachsen der Blüte parallel laufen, sondern aus dieser Richtung stark gegen die Medianachse hin abgelenkt sind (vergl. GÜNTHART, Fig. 8 c—e und zahlreiche andere Figuren). Wenn auch die die Kronblätter bei ihrer ersten Anlage vertretenden Höcker von einander gleich weit entfernt sind, besitzen folglich die ausgebildeten Petalen schon am Grunde eine solche Richtung, dass ihre Stellung zueinander nicht mit Recht als ein diagonales Kreuz aufgefasst werden kann: zwei von ihnen sind tatsächlich vorwärts, die beiden anderen rückwärts gerichtet. Schon MESCHAJEFF (1872) hat dieses für die vorliegende Frage ausserordentlich wichtige Verhältnis beobachtet, weshalb er auch den Kronenkreis als binär auf-

fasste,[1] eine Deutung die jedoch EICHLER (1878, 201) damit ablenht, dass »ein paariger Zusammenhang der Kronblattanlagen, wenigstens in den Normalfällen, von keinem Beobachter gesehen worden ist». Mit Rücksicht darauf, dass bloss eine geringe Anzahl von Cruciferen-Blüten bisher auf frühzeitigen Entwickelungsstufen untersucht worden ist, lässt sich selbstverständlich diesem Einwand keine Bedeutung zuerkennen. In vergrünten Blüten von *Barbarea vulgaris* hat ENGLER (1872, 449 ff. Taf. IX) die Kronblattpaare durch unpaare, median gestellte Blätter ersetzt gefunden, und dasselbe hat VELENOVSKÝ (1910, 864, Fig. 527 B) bei gefüllten Blüten von *Arabis alpina* beobachtet; andrerseits gibt es auch Beispiele dafür, dass Blüten, die im übrigen normal gebaut waren, verdoppelte Kronblätter besassen. Es sind dies zwar keine Normalfälle, man muss ihnen aber dennoch eine gewisse Bedeutung beimessen, zumal wenn man sich der Stellung erinnert, die die Gattung *Sanguinaria* mit bezug auf ihre Krone zu den übrigen Papaveraceen einnimmt. Das Verhältnis ist hier umgekehrt, indem die Blätter des innersten Kronenquirls sonst innerhalb der ganzen Familie einfach, bei der fraglichen Gattung aber in meist drei, sehr oft jedoch gerade in zwei anscheinend selbständige Petalen geteilt sind. Dass die Überzähligkeit hier auf Spaltung von Primordien beruht, die bei den Verwandten einfach geblieben sind, geht mit voller Deutlichkeit aus den S. 68 mitgeteilten Kronendiagrammen hervor. Dennoch sind die Teilungsprodukte nur in einem einzigen Fall unvollständig getrennt gefunden worden: in normalen Fällen treten sie entweder als selbständige Kronblätter hervor, oder die Spaltung des Primordiums ist auch ganz unterblieben wie in den vier durch Diagr. 1 vertretenen Blüten. Aus dieser Analogie ergibt sich unstreitig, dass der Umstand, dass die vier Kronblätter der Cruciferen nicht »in den Normalfällen» paarweise vereint auftreten, kein Hindernis für ihre Abstammung von bloss zwei Anlagen ausmacht, und die obenerwähnte Tatsache, dass sie mehr oder weniger vorwärts und rückwärts gerichtet stehen, muss deshalb als Beweis dafür aufgefasst werden, dass auch der Kronenkreis ursprünglich dimer ist.

Unter solchen Verhältnissen entspricht aber dem Bau der Cruciferen-Blüte die folgende Formel:

$$S\ 2 + 2,\ C\ 2^2,\ A\ 2 + 2^2,\ G\ 2.$$

Lässt man die Verdoppelungen ausser Acht, sowie auch dass der zweite Perigonquirl als Kelch ausgebildet ist, repräsentiert die Formel offenbar einen Grundplan, der mit demjenigen der Papaveraceen vollkommen übereinstimmt.

[1] Zur Stützung seiner Auffassung führt MESCHAJEFF auch den Umstand an, dass er bei vier Cruciferen (*Isatis tinctoria*, *Arabis alpina*, *Matthiola* und *Iberis amara*) die Kronblattpaare oder eins von ihnen durch unpaare, in der Medianlinie der Blüte stehende, bald mit zwei, bald mit einem einzigen Mittelnerv versehene Petalen ersetzt gefunden hat. Eine Musterung der Diagramme des Verfassers gibt jedoch an die Hand, dass das ausserhalb eines solchen Kronblattes stehende Kelchblatt abortiert, und da die Verschmelzung der Petalen höchst wahrscheinlich eine Folge davon ist, lässt sie sich offenbar nicht als Beweis für die Richtigkeit seiner Anschauung heranziehen.

B. Capparidaceae.

Nach EICHLER, der umfassende Untersuchungen über diese Familie angestellt (1865, 545 ff. und in MARTIUS, Fl. Brasil. Fasc. 39), zeigt sie so nahe Übereinstimmung mit den *Cruciferae*, dass sich kaum ein einziger Unterschied als konstant angeben lässt. Besonders innerhalb der Gruppe *Cleomeae* ist der Blütenbau oft mit dem der Cruciferen identisch.

Der Kelch besteht aus zwei äusseren medianen und zwei inneren transversalen Blättern, wobei jedoch zu bemerken ist, dass bei manchen *Cleomeæ* die Verteilung auf zwei verschiedene Quirle weniger deutlich als bei den Cruciferen hervortritt.

Die Krone, die zuweilen ganz oder teilweise fehlt, besteht normal aus vier Blättern, für die EICHLER diagonale Stellung angibt. In Anbetracht der nahen Verwandtschaft der Familie mit den Cruciferen und mit Rücksicht darauf, dass die Krone fast immer zygomorph mit zwei rückwärts gerichteten, unter einander gleichen und zwei anderen ebenfalls unter einander isomorphen Blättern ist, kann man jedoch kaum die Vermutung unterdrücken, dass die Kronblätter von zwei medianen, wenn auch von ihrem ersten Hervortreten ab zweiteiligen Primordien herrühren. Dass diese Annahme wirklich berechtigt ist, scheint mir daraus hervorzugehen, dass bei der australischen Gattung *Emblingia* die beiden hinteren Petalen, die einzigen hier existierenden, normalerweise zu einem pantoffelförmigen Gebilde vereint auftreten.

Das Androeceum zeigt bei zahlreichen *Cleomeae* genau dieselbe Entwickelungsgeschichte und die gleiche definitive Ausbildung wie bei den *Cruciferae*, nur mit dem Unterschied, dass seine Glieder, wie innerhalb der Familie überhaupt, alle gleich oder wenigstens nicht tetradynamisch sind. Die Abstammung der vier inneren Staubblätter von zwei medianen, ursprünglich einfachen Primordien ist nach EICHLER sogar deutlicher als bei den Cruciferen, und bei mehreren Arten der Gattung *Cleome* sind übrigens die medianen Staubblattpaare normal durch einfache Glieder ersetzt. Andrerseits findet man oft, z. B. bei *Polanisia*, statt eines solchen Staubblattpaares vier oder mehrere neben einander stehende Androecealglieder, wobei die Entwickelungsgeschichte zeigt, dass die primitive Anlage zuerst zwei sekundäre ausbildet, welche nachher ihrerseits einer Teilung unterliegen; auch die Anlagen des äusseren Quirles können wenigstens Zweiteilung aufweisen. Das Ergebnis seiner Untersuchung formuliert EICHLER folgendermassen: da bei den polyandrischen *Polanisia graveolens* und *uniglandulosa* »die gesammte Masse der Staubgefässe als Descendenz von nur 4 ursprünglichen Anlagen zu betrachten ist, so sind wir durch Analogie berechtigt, auch für die übrigen Arten dieser Gattung, wie überhaupt für die polyandrischen *Cleomeae*, die Zahl der Staubgefässe mag bei denselben noch so gross sein, einen gleichen Ursprung für diese anzunehmen». — Innerhalb der Gruppe *Capparieae* herrscht meist starke Polyandrie, und bei *Capparis spinosa* entstehen die Staubblätter zufolge PAYER (1857, Pl. 41) in absteigender Folge aus einem dicken ringförmigen Wulst. Da jedoch ihre Anlage von vier orthogonal belegenen Punkten ausgeht, und da auch innerhalb dieser Gruppe Formen mit zwei seitlichen Einzelstaubblättern und zwei höher hinauf inserierten medianen

Staubblattpaaren vorkommen, so muss die Abstammung des Androeceums durchgehends auf zwei transversale und zwei mediane Primordien, die sich entweder bloss tangential oder zugleich auch radial geteilt haben, zurückgeführt werden. Die Richtigkeit hiervon wird durch PAX's Untersuchungen über den Verlauf der Gefässbündel im oberen Teil des Androphors bei den polyandrischen Gattungen *Maerua* und *Niebuhria* 1888, 64 ff.) vollauf bestätigt.

Das Gynaeceum besteht innerhalb der ganzen Gruppe *Cleomeae* aus nur zwei immer transversal stehenden Karpiden; bei den *Cappareae* kommen Dimerie und Pleiomerie sogar innerhalb derselben Gattung gemischt vor, z. B. bei *Capparis*. Nach EICHLER beruht die Pleiomerie in einzelnen Fällen auf dem Hinzutreten eines medianen Karpidenquirles, in anderen auf Spaltungen. Das Gynaeceum stetzt sich also typisch aus zwei transversal stehenden Fruchtblättern zusammen.

Ist nun die dargelegte Auffassung des Kronenkreises richtig, so ist somit der Grundplan der Capparidaceen-Blüte derselbe wie bei den beiden vorhergehenden Familien.

C. Resedaceae.

Wenn neuere Systematiker die Resedaceen zur Serie *Rhoeadales* ziehen, so geschieht dies im allgemeinen nicht ohne Zagen und unter Hervorhebung der bedeutenden Abweichungen die ihr Blütenbau im Vergleich zu dem der übrigen dahin gehörenden Familien aufweist. Diese Verschiedenheiten bestehen besonders im Vorhandensein von bloss zwei Perianthquirlen und in der verhältnismässig hohen Zahl — zum mindesten fünf — die bei ihnen herrscht. Die letztere Differenz tritt um so stärker hervor, wenn sämtliche Perianthwirtel bei den übrigen *Rhoeadales* nach meiner Deutung als dimer, bzw. bei gewissen *Papaveroideae* als trimer aufgefasst werden. Andrerseits zeigen jedoch die Resedaceen so zahlreiche Berührungspunkte besonders mit den Capparidaceen (Habitus, botrytische Infloreszenz, Zygomorphie der Blüte, Vorhandensein eines rückwärtsgestellten Discus, die an *Cristatella* erinnernde Zerteilung der Kronblätter, das Vorkommen von Androgynophor oder Gynophor, parietale Plazentation, Ausbildung der Samen, u. s. w.), dass man unbedingt in Betracht ziehen muss, ob sich nicht ihr Blütenbau dennoch mit dem Schema der übrigen *Rhoeadales*-Typen in Übereinstimmung bringen lässt. Dies scheint mir in der Tat möglich zu sein, und ich erlaube mir hier in skizzierter Form eine Deutung vorzulegen, die zwar in einem Punkt rein hypothetisch ist, sich aber mit den tatsächlichen Strukturverhältnissen gut verträgt, und die, weil sie zur Homogenität innerhalb der ganzen Reihe führt, jedenfalls Beachtung zu verdienen scheint.

Der bisher gangbaren Auffassung zufolge (siehe die in Fig. 37 reproduzierten EICHLER'schen Diagramme) besteht das Perianth der Resedaceen aus zwei alternierenden Quirlen, die bei *Randonia* achtzählig, bei gewissen *Reseda*-Spezies, z. B. *R. odorata* und *lutea*, sechszählig, in der überwiegenden Mehrzahl von Fällen aber fünfzählig sind (bei *Reseda luteola* und *Oligomeris subulata* ist nämlich ein hinteres Kelchblatt abortiert, wozu noch die beiden hinteren Kronblätter vereint auftreten; die übrigen Kron-

blätter sind innerhalb der ganzen Gattung *Oligomeris* unterdrückt).[1] Das Perianth sollte also meistens nach der Formel S 5, C 5 aufgebaut sein. Mit Ausnahme von *Randonia*, die offene Kelchpräfloration hat, sind jedoch nach EICHLER (1878, 214) die beiden seitlich hinteren[2] Sepalen die ganz äusseren. In den erwähnten Diagrammen tritt dies zwar bloss in Bezug auf *Reseda luteola* und *Oligomeris subulata* hervor, dasselbe ist aber nach PAYER sowohl bei einer anderen von ihm untersuchten fünfzähligen *Reseda*-Art, als auch bei *Astrocarpus* der Fall, wo die beiden betreffenden Sepalen nicht nur früher angelegt werden, sondern auch lange mehrfach grösser bleiben als die drei anderen. Der Kelch der fünfzähligen Resedaceen-Blüte lässt sich also als aus zwei Quirlen, einem äusseren zweizähligen und einem inneren dreizähligen, bestehend auffassen. Es liegt dann nahe, sich den Kelch der sechszähligen Blüte als doppelt trimer zu denken. Solchenfalls müssten, da Vorblätter typisch fehlen, zwei schräg rückwärts gestellte Blät-

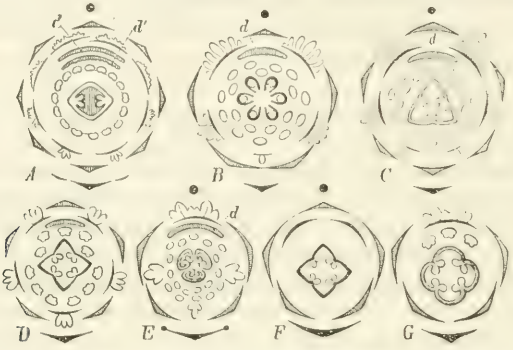


Fig. 37. A *Randonia africana*, B *Astrocarpus sesamoides*, C *Reseda odorata*, D *Reseda alba*, E *Reseda luteola*, F *Oligomeris diapetala*, G *Oligomeris subulata*. (Nach EICHLER.)

ter dem äusseren Quirl angehören, und nach MORSTATT (1903, 53),[3] der die Entwickelungsgeschichte der *Reseda odorata* untersucht, sind wirklich diese Sepalen die am frühesten angelegten. Dass das vorderste Kelchblatt nach allen anderen Sepalen angelegt wird, schliesst keineswegs die Annahme aus, dass es dem äusseren Quirl angehört, da es für Resedaceen mit so ausgeprägt zygomorphem Blütenbau geradezu bezeichnend ist, dass alle an der Vorderseite der Blüte inserierte Organe sehr spät angelegt werden. In der entwickelten Resedaceenblüte scheinen zwar sämtliche Sepalen ungefähr auf gleicher Höhe zu stehen, dasselbe ist jedoch auch bei vielen Capparidaceen und Cruciferen der Fall; und da es keinem Zweifel unterliegt, dass die transversalen Kelchblätter bei diesen Familien mit den äusseren Kronblättern der *Fumarioideae*

[1] Auch bei der Gattung *Caylusea* sind Kelch und Krone fünfzählig.

[2] Vorblätter fehlen nämlich »typisch».

[3] Die Untersuchungen MORSTATT's über den Bau und die Entwickelungsgeschichte der Resedaceenblüte hat MAX ROMANOWSKY (in Gartenflora, 56. Jahrg., S. 216—268) zum grössten Teil wortgetreu wiedergegeben und sie, ohne den wirklichen Auktor zu erwähnen, als seine eigenen ausgegeben.

identisch sind und also unstreitig einen selbständigen Kreis darstellen, so muss die auf die Entwickelungsgeschichte und Präfloration gestützte Auffassung, dass der Kelch der Resedaceen dizyklisch ist, als vollkommen berechtigt betrachtet werden. — In der sechszähligen Resedaceen-Blüte sollten nun von Rechts wegen auf den trimeren inneren Kelchwirtel drei den äusseren Kelchblättern opponierte Kronblätter folgen. Statt dessen finden wir sechs solche in den Interstitien zwischen den sechs Sepalen. Denkt man sich jedoch die drei Kronblätter gespalten und die Hälften ebenso weit auseinander gerückt wie bei den *Capparidaceae*, *Cruciferae* und *Sanguinaria*, so ergibt sich gerade das betreffende Stellungsverhältnis. In der fünfzähligen Blüte sollten ebenfalls zwei Kronblätter schräg rückwärts stehen, und falls ein drittes vorhanden ist, müsste es offenbar auch hier vorn in der Mediane stehen. Denkt man sich nun die beiden ersteren doubliert, letzteres aber, weil der Kronenquirl an der Vorderseite der Resedaceen-Blüte immer schwach entwickelt ist, ungeteilt bleibend, so sind auch in diesem Blütentypus die Kronblätter in voller Übereinstimmung mit den EICHLER'schen Diagrammen orientiert. — Damit besteht aber das Perianth der Resedaceen wie bei den übrigen

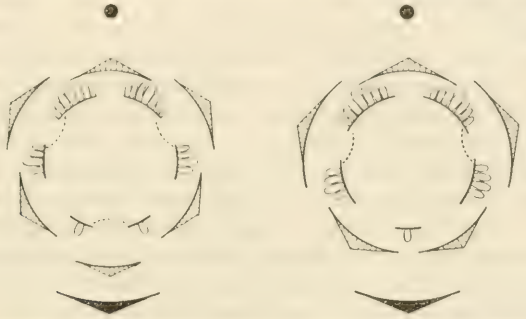


Fig. 38. Diagramme zur Erläuterung meiner Hypothese über den Bau 5- und 6-zähliger Resedaceen-Blüten.

Rhoeadales aus drei alternierenden Quirlen, von denen, wie bei den *Cruciferae* und *Capparidaceae*, die zwei äusseren als Kelch entwickelt sind, während der innere eine doublierte Krone darstellt. Bei *Oligomeris diapetala* sind dergestalt bloss die hinteren Hälften der hinteren Kronblätter vorhanden, und bei *Reseda lutcola* und *Oligomeris subulata* sind diese Hälften verschmolzen, um die durch Abort des hinteren Kelchblattes entstandene Lücke zu füllen. — Wie es die nebenstehenden theoretischen Diagramme zeigen, wäre also die sechszählige Resedaceen-Blüte in bezug auf ihr Perianth in Wirklichkeit wie bei gewissen Papaveroideen trimer, und die fünfzählige würde einen Übergang zwischen Dimerie und Trimerie darstellen, ganz wie die scheinbar fünfzählige Endblüte von *Berberis*. *Randonia* wiederum sollte einen tetrameren Bauplan aufweisen, wofür wir ausnahmsweise auch bei den sonst trimeren Papaveroideen-Gattungen *Canbya* und *Meconella* Beispiele angetroffen haben.

Von der Konstitution des Androeceums erhält man durch die bisher vorliegenden Untersuchungen keine klare Vorstellung. Doch ist hervorzuheben, dass MORSTATT

(1903, 51) festgestellt hat, dass es bei der polyandrischen *Reseda luteola* aus vier Staubblattphalangen, zwei medianen und zwei transversalen, besteht, sowie dass die Staubblätter sich in jeder Phalanx in zentrifugaler Folge entwickeln. Hier sollte also Übereinstimmung mit den polyandrischen Capparidaceen vorliegen. Da ferner derselbe Verfasser (l. c., S. 53) bei anderen *Reseda*-Spezies eine Anordnung in zwei Kreisen und weiter den Umstand konstatiert hat, dass ein Einzelstaubblatt zuweilen durch ein Staubblattpaar oder ein Staminalpaar durch drei Androecealglieder vertreten wird, so scheint es recht wahrscheinlich, dass sich das Androeceum der Resedaceen gleich dem der übrigen *Rhoeadales* auf in zwei Quirlen geordnete und in verschiedener Weise geteilte Primordien zurückführen lässt.

Unter Heranziehung des Gynaeceums, wo wie bei dem der Papaveroideen Zahl und Stellung der Karpiden wechselt, sollte also die Blüte der Resedaceen aus sechs Blattquirlen zusammengesetzt sein, die ausserdem, wenn man von dem innersten absieht, vielleicht alle di- oder trimer, sehr selten vierzählig (*Randonia*) sind. In Wirklichkeit würden dann keine wesentlichen Unterschiede zwischen den Resedaceen und den übrigen *Rhoedales* vorhanden sein.

Die hier vorgebrachte Anschauung ruht auf der Annahme, dass Spaltung in den Kronblättern stattgefunden hat. Für diese Annahme liegen zwar keine direkten Belege vor, in Anbetracht der unstreitigen Verwandtschaft der Resedaceen mit den Capparidaceen und der intimen Verbindung dieser mit den Cruciferen, scheint sie aber nicht ohne Weiteres abgelehnt werden zu können. Dass die Kronblatthälften, ebenso wie bei den beiden letzterwähnten Familien, als dem Anschein nach vollkommen selbständige Organe angelegt werden, braucht nicht befremdender zu wirken, als der Umstand, dass die inneren Staubblätter bei den *Fumarioideae* und *Hypecoideae* als vier völlig von einander getrennte Höcker auftreten. Übrigens stellt die Berberidaceengattung *Podophyllum* ein vollkommenes Gegenstück zu dem hier für die Resedaceen angenommenen Verhältnis dar: von den trimeren Perianthwirteln tritt der innerste infolge vollständiger Zweiteilung der Blätter als scheinbar sechszählig auf.

Verwandtschaftliche Beziehungen und Phylogenie.

Im Vorstehenden habe ich die Gründe dafür angegeben, dass die Pleiomerie der Kronenquirle nicht nur bei den *Cruciferae*, sondern auch bei den *Capparidaceae* als auf Zweiteilung zurückführbar aufzufassen ist; und zugleich habe ich die Möglichkeit hervorgehoben, dass dies bei den *Resedaceae* auch der Fall sei. Ist nun die letztere Annahme richtig, und lässt sich das Androeceum der Resedaceen durchweg, wie es MORSTATT betreffs *Reseda luteola* erwiesen hat, auf 2 + 2 oder 3 + 3 Primordien zurückführen, so wird sich die *Rhoeadales*-Reihe als durchgehends sehr homogene Gruppe erweisen.

Bezeichnet man die Perianth-Quirle mit P, so entspricht nämlich der Grundplan der Blüte sämtlicher Familien entweder der Formel P 2 + 2 + 2, A 2 + 2, G 2 oder der Formel P 3 + 3 + 3, A 3 + 3, G 3; der Bau der fünfzähligen Resedaceen ist dann intermediär, indem gewisse Quirle dimer, andere trimer sind. — Besonders charakteristisch für diesen Grundplan ist das Vorhandensein von mehr als zwei mit einander alternierenden Perianthkreisen. Ein solches Verhältnis begegnet einem hier und da innerhalb der Gruppe *Polycarpicae*, und unter den dahin gehörigen Familien scheinen besonders die *Berberidaceæ* augenfällige Berührungspunkte mit den *Rhoeadales* aufzuweisen. Zwar sind die Perianthkreise bei jenen meist noch zahlreicher (4—10); bei der Gattung *Podophyllum* treten jedoch nach Baillon (1872, 58, Fig. 71) und Tischler (1902, 111) nur drei solche auf. Die in der betreffenden Familie vorherrschende Trimerie ist bei *Epimedium* durch Dimerie ersetzt, und in der Endblüte von *Berberis* wechseln zwei- und dreizählige Quirle mit einander ab. Die korollinische Ausbildung der zwei inneren Perianthkreise findet sich bei den Papaveraceen wieder, und bei *Podophyllum* sind die Blätter des innersten Kreises zum Teil oder insgesamt wie bei der Mehrzahl der *Rhoeadales*-Familien doubliert, wobei die Hälften oftmals mehr oder weniger zusammenhängen. Die Spornbildung an den Kronblättern bei *Epimedium* findet sich bei den *Fumarioideae* wieder. Das Androeceum ist durchweg dizyklisch, und bei *Podophyllum* gibt es Beispiele der bei den *Rhoeadales* so häufigen Doublierungserscheinung, indem besonders bei *P. peltatum* jedes Staubblatt des inneren Quirles in drei geteilt ist, die oft am Grunde zusammenhängen. Das Aufspringen der Antheren durch Klappen ist nicht konstant: sowohl bei *Podophyllum* wie bei *Nandina* erfolgt die Dehiscenz in gewöhnlicher Weise durch Längsspalten. Das Pistill ist zwar monomer, seine Stellung ist aber meistens derartig, dass das Karpid als einem Quirl angehörend aufzufassen ist, der, wie bei den *Lardizabalaceae*, mit dem inneren Staubblattkreis alterniert und isomer ist. — Falls der Blütenbau der Resedaceen wie oben angegeben beschaffen ist, was wegen ihrer unstreitigen Verwandtschaft mit den Capparidaceen und des Verhaltens des inneren Kronenquirles bei *Podophyllum* recht wahrscheinlich ist, lässt sich offenbar die ganze *Rhoedales*-Reihe mit grösster Leichtigkeit von dem Berberidaceen-Typus ableiten, und zwar durch die Annahme einer Entwickelung in der durch die Gattungen *Epimedium* und *Podophyllum* angegebenen Richtung, also durch Begrenzung der Perianthkreise auf drei, durch fortgesetzte Ausbildung dimerer Typen neben den trimeren und durch kongenitale Doublierung in Krone und Androeceum.

Einer ganz anderen Auffassung hat Čelakovský (1895, 47 ff.) Ausdruck gegeben. Dieser Forscher geht davon aus, dass die *Rhoeadales* »theilweise noch ein polyandrisches, ja polycyklisches Androceeum haben», und dadurch mit gewissen Gruppen der *Polycarpicae* übereinstimmen. Da ferner dieser letztere Verwandtschaftskreis »mit vielgliedrigen, meist auch spiraligen Androeceum und Gynaceum unter allen Dicotylen einen der ältesten Typen darstellt», und da die phylogenetische Entwickelung der Angiospermen-Blüte im grossen Ganzen in der Richtung auf die Beschränkung und nicht die Vermehrung der Zahl der Glieder und Blattquirle vor sich geht, so ist es verkehrt, die am einfachsten gebaute *Rhoeadales*-Blüte als die primitive aufzufassen. Im Gegenteil muss man die *Resedaceae* sowie die polyandrischen *Cappareae* und *Papaveroideae* als die äl-

testen Typen betrachten. Will man für die *Rhoeadales* einen monophyletischen Ursprung annehmen, so wird mit Rücksicht auf die sechszähligen Resedaceen sowie auf das wahrscheinlich höhere Alter der trimeren Papaveroideen eine sechszählige Blüte mit zwei trimeren Kelchkreisen und einem hexameren Kronenkreis den Grundplan ausmachen, von dem die Entwickelung ausgegangen ist: durch Kontraktion der Kelchquirle würde dann der oft sechszählige Kelch der Resedaceen enststehen, und aus diesem liesse sich wiederum leicht sowohl die fünfzählige Blüte innerhalb derselben Familie als auch die vierzählige der *Capparidaceae* und *Cruciferae* ableiten; andrerseits liesse sich aus diesem Grundplan das dreizählige Perianth der Papaveraceen leicht durch petaloide Metamorphose des zweiten Perianthkreises und durch Reduktion der Sechszahl im dritten Quirl zur Dreizahl herleiten. Eine recht verbreitete Variation der Trimerie wäre dann die Dimerie. Wahrscheinlicher ist jedoch nach Čelakovský, dass die Papaveraceen und die anderen *Rhoeadales*-Stämme einen polyphyletischen Ursprung von den *Polycarpicae* her besitzen, wenn auch von einander nahestehenden Sippen, und da ein dreizähliger Kelch nebst zwei dreizähligen Kronenquirlen schon bei Anonaceen, Magnoliaceen und Ranunculaceen anzutreffen ist, so ist es betreffs der Papaveraceen wahrscheinlich, dass sie ihr Perianth direkt von den *Polycarpicae* erhalten haben und nicht in der soeben angegebenen Weise. Wenn also die Papaveroideen unter sämtlichen *Rhoeadales* den *Polycarpicae* am nächsten kommen, so leuchtet um so mehr ein, dass auch ihre Polyandrie direkt von eben daher stammt und nicht von einem ursprünglich 2 + 2-zähligen Androeceum, »das bei den *Polycarpicae* gar nicht vorkommt». Čelakovský denkt sich also den Gang der Entwickelung folgendermassen: »Das meist spiralige Androeceum der *Polycarpicae*, nach den höheren Divergenzbrüchen $^3/_8$, $^5/_{13}$ u. s. w. geordnet, löste sich in den dimer beginnenden Blüthen der Papaveraceen in alternirende Cykeln von 8, dann 6, 4 Gliedern auf. Diese Cykeln sind daher auch schon ursprünglich mehr oder minder zahlreich, und es bedurfte weiterer Reduktionen, um sie auf zwei zweigliedrige herabzusetzten.»

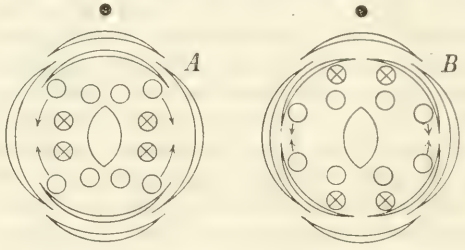


Fig. 39. — Schematische Diagramme zum Veranschaulichen der Auffassung Čelakovský's vom Blütenbau der Fumariaceen (A) und Cruciferen (B).

Es würde zu weitläufig werden, Čelakovský's Darstellung der Entwickelungsstufen, die die Blüten der übrigen *Rhoeadales*-Stämme demgemäss durchmacht haben sollten, hier wiederzugeben. Die obigen Diagramme (Fig. 39) geben jedoch eine Andeutung davon, wie er sich das Fortschreiten der Reduktion bei den *Fumarioideae* und

Hypecoideae einerseits, und bei den *Cruciferæ* und gewissen *Capparidaceæ* andrerseits denkt. Bei ersteren (siehe Fig. 39 A) beginnt das Androeceum mit einem vierzähligen Quirl, dessen Glieder ursprünglich ihren Platz in den Kronblattinterstitien gehabt haben, später aber einander paarweise nähergetreten und zu zwei transversalen Staubblättern verschmolzen sind. Der zunächst folgende Quirl ist anfangs achtzählig mit paarweise genäherten Gliedern; infolge der erwähnten Verschmelzung im äusseren Quirl sind jedoch die transversalen Paare des inneren unterdrückt worden, und bei den *Hypecoideae* sind ausserdem die Glieder der zurückgebliebenen Paare mit einander verwachsen. Die Cruciferen und Capparidaceen, die, nach Čelakovský Vierzahl im Perianth oder wenigstens in der Krone besitzen, verhalten sich zu den fünfzähligen Resedaceen wie die tetrameren Oenotheraceen zu den pentameren. Der äussere Quirl des Androeceums ist hier ursprünglich achtzählig; seine Glieder sind einander paarweise genähert; die Paare alternieren mit der Krone. In den transversalen Paaren verschmelzen die Glieder untereinander; die medianen Paare abortieren, und die vier Staubblätter, die den inneren Quirl bilden, nähern sich in Verbindung hiermit einander zu zwei medianen Paaren (siehe Fig. 39 B).

Wenn es nun auch als richtig zu betrachten ist, dass der phylogenetische Entwickelungsgang im Grossen und Ganzen in der Richtung auf die Verminderung und nicht auf die Vermehrung der Glieder und Blattquirle verläuft, so würde man doch gar zu weit gehen, wenn man mit Čelakovský das Reduktionsprinzip als das einzig wahre im Gebiet der Phylogenese der Angiospermen auffassen wollte. Die durch einen komplizierten Blütenbau ausgezeichneten *Polycarpicae* sind zwar eine der ältesten Angiospermengruppen, da sie schon in der Kreideperiode auftreten. Nach Bessey's Zusammenstellung (1897, 153) machen jedoch sämtliche Dialypetalen bloss 32—34 % der bekannten dikotylen Kreideflora aus, während sich die Monochlamydeen, die in der Gegenwart nur 15,5 % ausmachen, in der Kreideperiode auf nicht weniger als 61—64 % der Dikotylen beliefen. Da also Formen mit verhältnismässig einfachem Blütenbau in der ältesten bekannten Angiospermenflora vorherrschen, lässt sich der von Čelakovský angenommene Entwickelungsgang nicht als allein gültig ansprechen (vergl. auch Wettstein, 1911, 475). — Was seine soeben erwähnte Auffassung betrifft, dass sich die Blüte der Fumarioideen, Cruciferen u. s. w. aus einem Typus mit vier- und achtzähligen Androecealquirlen entwickelt hat, so stützt sie sich hauptsächlich auf Benecke's und Hofmeister's Angaben, dass bei gewissen Papaveroideen das Androeceum entweder mit einem vierzähligen Kreis, dessen Glieder in den Kronblattinterstitien stehen (Fig. 39, A), oder mit einem achtzähligen beginnen sollte, dessen einander paarweise genäherte Glieder dieselbe Stellung einnehmen (Fig. 39, B). Was die Vierzähligkeit betrifft, so habe ich in der vorliegenden Untersuchung erwiesen, dass sie bloss scheinbar ist, indem die vier ältesten Staubblätter der Papaveroideen nie in den Kronblattintervallen stehen, sondern tatsächlich den äusseren Petalen paarweise gegenübergestellt sind, und betreffs der Achtzähligkeit, die zuweilen bei *Papaver* vorkommen sollte, verhält es sich tatsächlich folgendermassen (siehe z. B. Diagr. 3, 6 & 10 von *P. somniferum*, Taf. 7): vier Staubblätter (1) stehen paarweise den äusseren Kronblättern opponiert, während die vier anderen (2), die sich durch grössere Filamentlänge u. s. w. (siehe S. 27)

deutlich als jenen ungleichwertig zeigen, innerhalb der inneren Petalen Paare bilden. — Zur Stützung seiner Ansicht, dass die Blütenhülle der Cruciferen vierzählig sei, führt Čelakovský an, dass dasselbe zuweilen bei der der Papaveroideen der Fall sei: Benecke hat bei einem *Eschscholtzia*-Individuum den inneren Kronenquirl vierblätterig gefunden, und nach Čelakovský's eigenen Beobachtungen sollte *Sanguinaria* normalerweise mit Vierzahl in beiden Kronenquirlen auftreten. Dass die betreffende Erscheinung bei *Eschscholtzia* in Übereinstimmung mit Benecke's Auffassung ganz einfach auf einer zufälligen Spaltung der inneren Kronblätter beruht, ist aber ganz offenbar, und was *Sanguinaria* betrifft, so habe ich zur vollen Evidenz erwiesen, dass nie mehr als zwei Blätter in den äusseren Kronenquirl eingehen, und dass der innere ebenfalls dimer ist, aber mit dreiteiligen Blättern auftritt.

Das Angeführte mag hinreichen, um zu zeigen, dass man bei dem Versuch, die Reduktionstheorie Čelakovský's, die sonst als von mehreren Gesichtspunkten aus sehr beachtungswert anzusehen ist, auf die *Rhoeadales* anzuwenden, gar zu oft mit den tatsächlichen Organisationsverhältnissen in Widerstreit gerät. In weit besserem Einklang mit diesen steht die übrigens viel einfachere Auffassung, dass innerhalb dieser Reihe nicht nur das Perianth, sondern auch das Androeceum aus dimeren oder trimeren Zykeln aufgebaut ist, sowie dass die innerhalb mehrerer Untergruppen herrschende Polyandrie eine Folge von Verzweigung der Anlagen ist.

Man wird sich also wohl vorstellen müssen, dass sich die *Rhoeadales* aus einem Grundtypus entwickelt haben, der aufs engste mit dem gegenwärtig existierenden Berberidaceen-Typus zusammenfällt.

Für eine nähere Aufhellung des Entwickelungsganges erbieten sich hingegen nur äusserst wenige zuverlässige Stützpunkte. Wollte man sich jedoch auf Grund der Organisationsverhältnisse der jetzt vorhandenen Untergruppen ein Urteil bilden, so würde es am natürlichsten sein, sich eine Entwickelung in wenigstens zwei Reihen zu denken. Die erste Reihe, die sich durch auswärts gekehrte Antheren und zwei korollinische Perianthquirle auszeichnet, von denen auch der innere ungeteilte Blätter besitzt, würde dann durch die Familie *Papaveraceae* vertreten sein; die zweite, die einwärts gekehrte Antheren und nur einen korollinischen, aus zweiteiligen Blättern bestehenden Perianthquirl hat, würde aus den *Capparidaceae* nebst den *Cruciferae* und *Resedaceae* bestehen, welch letztere Familie jedoch vielleicht am besten als selbständige dritte Entwickelungsreihe aufzufassen wäre.

Innerhalb der ersten Reihe treten die *Fumarioideae* als ein in mehreren Hinsichten stark abgeleiteter und deshalb ohne Zweifel ganz junger Typus hervor, der ausserdem wegen seiner grossen morphologischen Ähnlichkeit mit den *Hypecoideae* als mit diesen oder ihren nächsten Ahnen nahe genetisch verbunden aufzufassen ist. Der Blütenbau der *Hypecoideae* scheint fast mit dem primitiven *Rhoeadales*-Schema zusammenzufallen, da aber auch die *Pteridophylloideae* und gewisse *Papaveroideae* diesem sehr nahe kommen, dürfte es unmöglich sein zu entscheiden, welche von diesen drei Unterfamilien die älteste ist. *Pteridophyllum* ist auf Grund seiner isolierten Stellung unzweifelhaft ein uralter Typus, und da diese Gattung, obgleich sowohl von den *Papaveroideae* wie von den *Hypecoideae* scharf geschieden, doch eine Mittelstellung zwischen ih-

nen einnimmt, so könnte man sich zu der Annahme versucht fühlen, dass sich diese beiden Gruppen von dem *Pteridophyllum*-Typus abgezweigt hätten. Wahrscheinlicher ist es jedoch, dass sich die drei Unterfamilien entweder gleichzeitig aus einander sehr nahestehenden Formen entwickelt haben, oder dass die *Pteridophylloideae* durch ausgestorbene Gattungen einst näher mit den Papaveroideae verbunden gewesen sind und also eine frühzeitige Auszweigung von diesen darstellen.

Innerhalb der anderen Reihe mag die in der tropischen Zone weit verbreitete und zum grossen Teil aus Holzpflanzen bestehende Familie *Capparidaceae* als älter als die *Cruciferae* angesehen werden, wenngleich viele ihrer gegenwärtigen Vertreter eher den Eindruck machen, phylogenetisch weiter vorgeschritten zu sein als diese. Unter der Voraussetzung, dass der Kronenquirl dimer ist, zeigen mehrere *Cleomeae* vollkommene Übereinstimmung mit dem Urtypus der *Rhoeadales*, andere mit den Cruciferen, wieder andere führen zu den polyandrischen *Capparеae* hinüber. Es erscheint deshalb wahrscheinlich, dass die *Cleomeae* im Urtypus selbst wurzeln, und dass die *Capparеae* und *Cruciferae* ältere oder jüngere Auszweigungen von ihnen sind. — Ob die Resedaceen eine noch ältere Auszweigung oder vielleicht eine selbständige, mit den Capparidaceen parallele Entwickelungsreihe darstellen, hängt wesentlich davon ab, ob die im Obigen vorgetragene Hypothese betreffs ihres Blütenbaues richtig ist oder nicht.

Literaturverzeichnis.

1763. Adanson, M., Familles des Plantes, Vol. I. — Paris.
1836. Agardh, C. A., in Flora, XIX. Jahrg., Bd. I, S. 211. — Regensburg.
1872. Baillon, H., Histoire des Plantes, Tome III. — Paris.
1880. Benecke, F., Zur Kenntniss des Diagramms der Papaveraceen. Sep.-Abdr. aus den Verhandl. d. Naturhist.-Med. Vereins zu Heidelberg, N. S., Bd II, Heft. 5. — Heidelberg.
1882. ——, Zur Kenntniss des Diagramms der Papaveraceæ und Rhoeadinæ; in Botan. Jahrb. für Systematik etc., herausg. von A. Engler. Bd. II, S. 373—390. Taf. III. — Leipzig.
1862. Bentham, G., & Hooker, J. D., Genera plantarum. Vol. I. — London.
1897. Bessey, Ch. E., Phylogeny and taxonomy of the Angiosperms; in Botanical Gazette, Vol. XXIV, S. 144—178. — Chicago.
1866. Buchenau, F., Bemerkungen über den Blüthenbau der Fumariaceen und Cruciferen; in Flora, N. R. XXIV Jahrg., S. 39—46, Taf. I B. — Regensburg.
1895. Čelakovský, L., Das Reductionsgesetz der Blüthen, etc.; in Sitzungsberichte d. Kgl. Böhm. Gesellsch. d. Wiss., Math.-Naturw. Classe, Jahrg. 1894. — Prag.
1890. Delpino, F., Note ed osservazione botaniche. Decuria seconda. In Malpighia, IV. — Genova.
1865. Eichler, F. W., Ueber den Blüthenbau der Fumariaceen, Cruciferen und einiger Capparidaceen; in Flora, Neue Reihe, XXIII. Jahrg. — Regensburg.
1878. ——, Blüthendiagramme. Zweiter Theil. — Leipzig.
1872. Engler, A., Ueber monströse Blüthen von Barbarea vulgaris Br., ein Beitrag zur Bestätigung des Dedoublements in der Cruciferenblüthe; in Flora, Neue Reihe, XXX. Jahrg., S. 449—456, Taf. IX. — Regensburg.
1909. Fedde, F., Papaveraceæ—Hypecoideæ et Papaveraceæ—Papaveroideæ; in A. Engler, Das Pflanzenreich, 40. Heft. (IV. 104). — Leipzig.
1864. Godron, D. A., Mémoire sur les Fumariées à fleurs irrégulières, etc.; in Annales des sciences natur., Sér. V, Botanique, Tome II, S. 272—280. — Paris.
1901. Goebel, K., Organographie der Pflanzen. — Jena, 1898—1901.
1849. Gray, A., Genera floræ Americanæ boreali-orientalis illustrata, Vol. I. — New York.
1858. Gris, A., Note sur quelques cas de monstruosité et spécialement sur la Rose verte; in Annales des sciences natur., Sér. IV, Botanique, Tome IX, S. 76—83. — Paris.
1910. Günthart, A., Prinzipien der physikalisch-kausalen Blütenbiologie in ihrer Anwendung auf Bau u. Entstehung des Blütenapparates der Cruciferen. — Jena.
1869—70. Hildebrand, H., Ueber die Bestäubungsvorrichtungen bei den Fumariaceen; in Pringsheim's Jahrbücher für wissensch. Botanik, Bd. VII, S. 423—471, Taf. XXIX—XXXI. — Leipzig.
1868. Hofmeister, W., Handbuch der physiologischen Botanik, Bd. I, Abth., 2. — Leipzig.
1891. Kerner v. Marilaun, A., Pflanzenleben. Zweiter Band. — Leipzig & Wien.
1854. Kirschleger, Ueber eine Vergrünung (Virescenz) der Dicltra spectabilis; in Flora, Neue Reihe, XIII Jahrg., S. 545—546. — Regensburg.
1846. Krause, G., Einige Bemerke über den Blumenbau der Fumariaceæ und Cruciferæ; in Botan. Zeitung, herausg. von v. Mohl & Schlechtendal, Jahrg. IV, S. 121 ff. — Berlin.
1853. Lindley, J., The vegetable kingdom. Ed. III. — London.
1911. Lotsy, J. P., Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Bd. III. Teil I. — Jena.
1876. Magnus, P., in Verhandl. d. Botan. Vereins d Provinz Brandenburg. Jahrg. XVIII, Sitzungsber., S. 76—77. — Berlin.
1872. Meschajeff, V., Symmetrie der Blüthe der Cruciferen; in Bulletin de la Société imp. des Naturalistes de Moscou, S. 335—350, Taf. III (Russisch geschrieben. Referat in Botanische Zeitung 1873, S. 189).

1842. Moquin-Tandon, A., Pflanzen-Teratologie. Aus dem französichen von J. C. Schauer. — Berlin.
1903. Morstatt, H., Beiträge zur Kenntnis der Resedaceen. Inaugural-Dissertation, Heidelberg (in Fünfstück, Beitr. zur wissensch. Bot., IV).
1857. Payer, J.-B., Traité d'organogénie de la fleur. — Paris.
1888. Pax, F., Beiträge zur Kenntnis der Capparidaceæ; in Engler's Jahrbücher für Systematik etc., Bd. IX, S. 39—69, Taf. II. — Leipzig.
1890. Penzig, O., Pflanzen-Teratologie, Bd. I. — Genua.
1891. Prantl, K., & Kündig, J., Papaveraceæ; in Engler & Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, Th. III, Abth. 2. — Leipzig.
1878. Schmitz, F., Die Familiendiagramme der Rhoedineen. Mit. 1 Taf. — In Abhandl. d. Naturforsch. Gesellsch. zu Halle, Bd. XIV.
1890. Schumann, K., Neue Untersuchungen über den Blüthenanschluss. — Leipzig.
1843. Siebold, F. de, & Zuccarini, J. G., Plantarum genera nova, fasc. I; in Abhandl. d. math.-phys. Cl. d. k. bayer. Akad. d. Wissensch., Bd III, S. 717—749, Taf. I—V. — München.
1902. Tischler, G., Die Berberidaceen und Podophyllaceen. Habilitations-Schrift. Heidelberg (in Engler's Botan. Jahrbücher, Bd. XXXI).
1879—91. Warming, E., Haandbog i den Systematiske Botanik. Ed. I—III. — Kjobenhavn.
1902. ——, Individus nains de Papaver somniferum, in Förhandl. vid Nordiska Naturforsk.- & Läkaremötet i Helsingfors 1902, VII, Sektion. för Botanik., S. 9—11.
1912. ——, Froplanterne (Spermatofyter). — Kjobenhavn & Kristiania.
1910. Velenovský, J., Vergleichende Morphologie der Pflanzen. — Prag. 1905—1910.
1911. Wettstein, R. von., Handbuch der systematischen Botanik. Zweite Aufl. — Leipzig & Wien, 1910—11.
1859. Wydler, H., Kleinere Beiträge zur Kenntniss einheimischer Gewächse; in Flora, Neue Reihe, Jahrg. XVII. — Regensburg.

Inhaltsverzeichnis.

Seite.

Einleitung . . . 3
Spezieller Teil
Unterfam. I. Papaveroideæ . . . 6
Eschscholtzia . . . 6
Hunnemannia . . . 21
Papaver . . . 22
Roemeria . . . 40
Glaucium . . . 49
Cathcartia . . . 55
Meconopsis . . . 55
Dicranostigma . . . 55
Chelidonium . . . 56
Sanguinaria . . . 66
Macleaya . . . 76
Bocconia . . . 83
Argemone . . . 91
Canbya . . . 96
Meconella . . . 101
Hesperomecon . . . 106
Platystemon . . . 109
Unterfam. II. Pteridophylloideæ . . . 114
Unterfam. III. Hypecoideæ . . . 118
Unterfam. IV. Fumarioideæ . . . 131
Allgemeiner Teil
Überblick über den Bau der Papaveraceen-Blüte . . . 143
Vergleich mit übrigen Rhoeadales . . . 150
A. Cruciferæ . . . 150
B. Capparidaceæ . . . 154
C. Resedaceæ . . . 155
Verwandtschaftliche Beziehungen und Phylogenie . . . 158
Literaturverzeichnis . . . 164

Erklärungen zu den Tafeln 1—3.

Tafel 1.

Fig. 1. Querschnitt einer jungen Blütenknospe von *Eschscholtzia cæspitosa*. Vor den äusseren und inneren Petalen je ein Paar von Staubblättern. — c. $\frac{1\,0\,0}{1}$.

» 2. Querschnitt einer Blütenknospe von *Eschscholtzia Parishii*. Vor den äusseren Petalen je drei, vor den inneren je zwei Staubblätter. — c. $\frac{1\,0\,0}{1}$.

» 3. Querschnitt durch den Basalteil einer Blütenknospe von *Eschscholtzia Parishii*. Vor den Petalen je drei Staubblätter; die vor den inneren Petalen stehenden sind am Grunde zu dreigliedrigen Phalangen vereint. — c. $\frac{1\,0\,0}{1}$.

» 4. Querschnitt einer Blütenknospe von *Eschscholtzia tenuifolia*, der S. 17 besprochenen Hungerserie angehörend. — c. $\frac{1\,0\,0}{1}$.

Fig. 5. Querschnitt einer Blütenknospe von *Roemeria hybrida*. Vor den äusseren Petalen je 4 bzw. 3 Staubblätter, vor den inneren je 2. Von den vier Staubblättern links sind die zwei mittleren am Grunde vereint. — c. $\frac{5\,0}{1}$.

» 6. Querschnitt einer Blütenknospe von *Glaucium corniculatum*. Vor dem linken äusseren Petalum 3, vor dem rechten 2 Staubblätter. — c. $\frac{5\,0}{1}$.

» 7. Querschnitt durch den Basalteil einer Blütenknospe von *Chelidonium majus*. Vor dem linken äusseren Petalum eine 8-gliedrige, vor dem rechten eine 7-gliedrige Staminalgruppe; vor den inneren Petalen je eine 4-gliedrige Gruppe. — c. $\frac{5\,0}{1}$.

» 8. Querschnitt einer trimeren Blütenknospe von *Chelidonium majus*. Von den inneren Petalen sind die zwei oberen in Staubblätter umgewandelt. Vor den äusseren Petalen je eine 4-gliedrige Staminalgruppe, vor den inneren je ein einzelnes Staubblatt. — c. $\frac{5\,0}{1}$.

» 9. Querschnitt einer Blütenknospe von *Sanguinaria canadensis* am Insertionsniveau der äusseren Kronblätter, deren Basalteile rechts und links hervortreten. Der aus 6 Blättern bestehende innere Kronenkreis ist höher hinauf inseriert. — c. $\frac{3\,0}{1}$.

Tafel 2.

» 10. Querschnitt durch den Basalteil einer Blütenknospe von *Macleaya microcarpa*. Rechts und links sieht man die zwei staubblattähnlichen Organe, welche den äusseren Kronenkreis repräsentieren. — c. $\frac{6\,0}{1}$.

» 11. Querschnitt einer Blütenknospe von *Macleaya microcarpa*. Zuäusserst rechts und links die zwei äusseren (in Staubblätter umgewandelten) Petalen; mit diesen dekussiert die zwei inneren. Vor den äusseren Petalen je eine 3- und 4-gliedrige Staminalgruppe, vor den inneren je ein Staubblattpaar. — c. $\frac{1\,0\,0}{1}$.

» 12—14. Querschnitte durch den Basalteil einer jungen Blütenknospe von *Macleaya microcarpa*. Erläuterung im Text (S. 79, 80). — c. $\frac{1\,0\,0}{1}$.

» 15. Querschnitt durch die Mittelpartie einer Blütenknospe von *Macleaya cordata*, deren unteres Kelchblatt im Begriff ist, sich zu teilen. An fünf verschiedenen Stellen findet man in Teilung begriffene Staubblätter. — c. $\frac{1\,0\,0}{1}$.

» 16. Teil des quer durchschnittenen Androeceums einer Blüte von *Macleaya cordata*. Drei neben einander liegende Staubblätter sind im Begriff, sich zu spalten. — c. $\frac{3\,0\,0}{1}$.

» 17. Teil des quer durchschnittenen Androeceums einer anderen Blüte von *Macleaya cordata*. Die Figur liefert ein Beispiel für Dreiteilung eines Staubblattes.— c. $\frac{3\,0\,0}{1}$.

Tafel 3.

Fig. 18. Querschnitt einer Blütenknospe von *Meconella oregana* (Herbarmaterial). Die Figur zeigt, wie die 6 Staubblätter nicht mit den 6 Kronblättern alternieren sondern paarweise den äusseren Petalen opponiert stehen. — c. $\frac{5}{1}$.

» 19. Querschnitt durch den unteren Teil einer Blütenknospe von *Hesperomecon linearis*. Vor den äusseren Petalen eine 5-gliedrige bzw. 4-gliedrige Staminalgruppe, vor den inneren je ein einzelnes Staubblatt. — c. $\frac{5}{1}$.

» 20. Teil des quer durchschnittenen Androeceums einer Blütenknospe von *Platystemon californicus*. Neben dem Ovar ein unvollständig gespaltenes Staubblatt; rechts davon ein ebensolches, von dessen Teilungsprodukten jedoch nur das eine mit Anthere versehen ist. — c. $\frac{1}{1}\frac{2}{0}$.

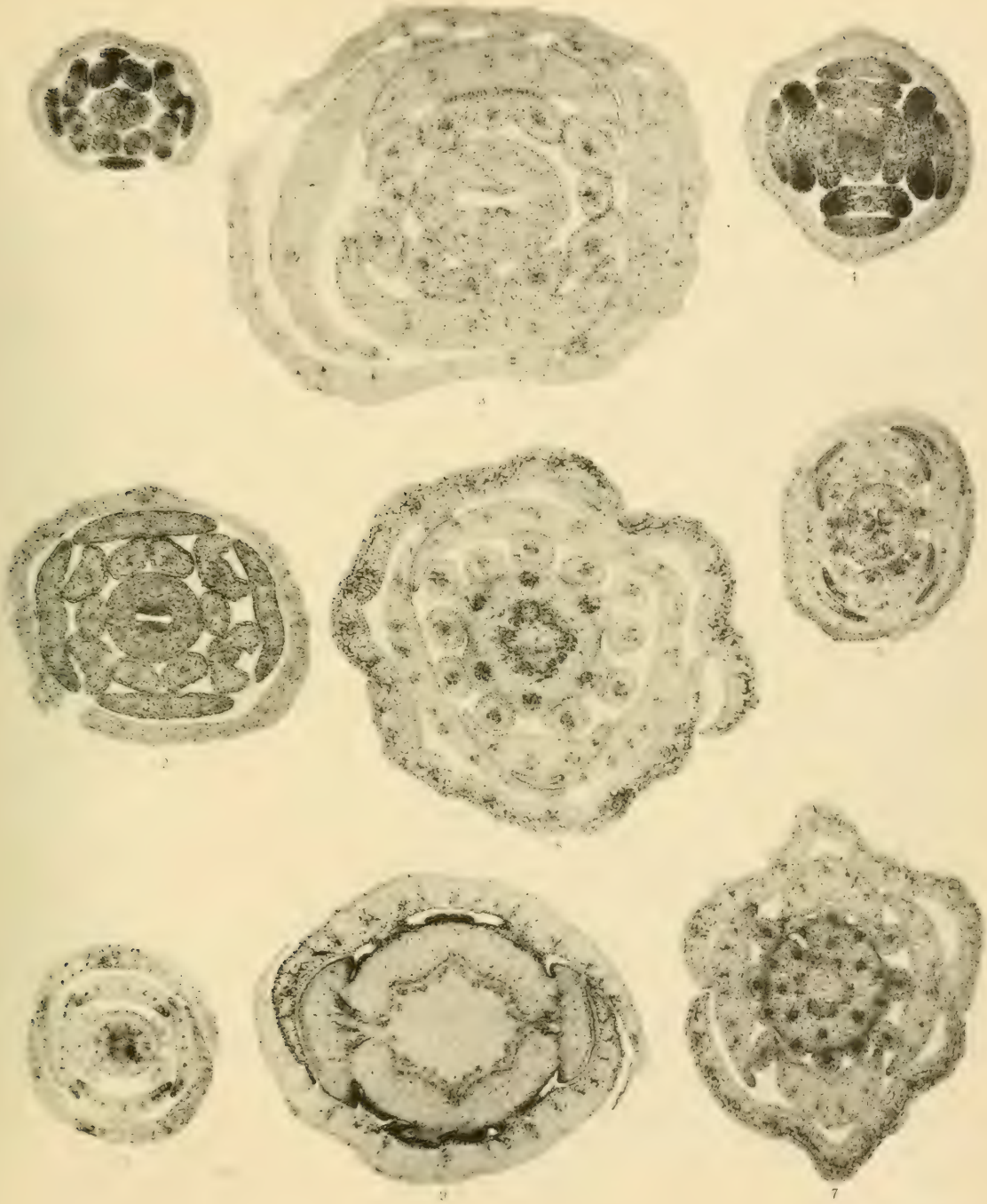
» 21. a Die freie Oberfläche der Blütenachse einer sehr jungen Knospe von *Hypecoum procumbens*, von den medianen Kelchblättern und den seitlichen Petalen umgeben (die zu dieser Zeit noch sehr niedrigen medianen Kronblätter treten erst weiter unten in der Schnittserie hervor). Man sieht die 6 gleichgrossen soeben angelegten Androecealhöcker. — c. $\frac{3}{1}\frac{0}{0}$. — Fig. 21 b. Der darauf folgende Schnitt derselben Serie.

» 22. Teil eines Querschnitts durch die Mittelpartie einer Blüte von *Dicentra eximia*. Rings um das Ovar die sechs Filamente, von denen die vier medianen einen ganz anderen anatomischen Bau zeigen als die zwei transversalen. — c. $\frac{8}{1}$.

» 23—29. Querschnitte durch eine etwa 4 mm. lange Blütenknospe von *Dicentra spectabilis*. — c. $\frac{5}{1}$. — Erläuterung im Text, S. 136.

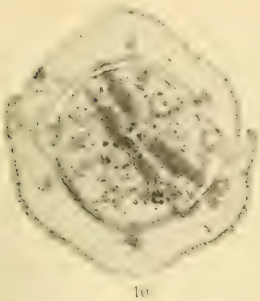
Tryckt den 17 december 1912.

Uppsala 1912. Almqvist & Wiksells Boktryckeri-A.-B.

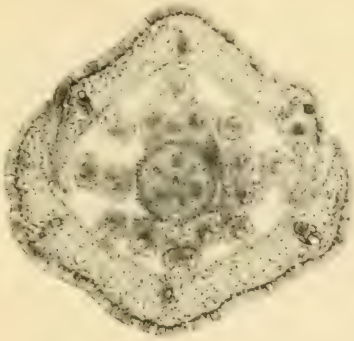


Cederquists Graf. A.-B., Sthlm.

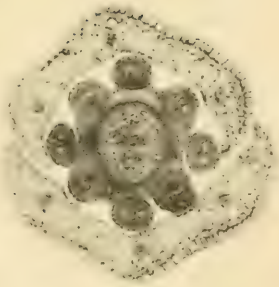
1. Escholtzia cæspitosa. — 2, 3. E. Parishii. — 4. E. tenuifolia. — 5. Roemeria hybrida. — 6. Glaucium corniculatum. — 7, 8. Chelidonium majus. — 9. Sanguinaria canadensis.



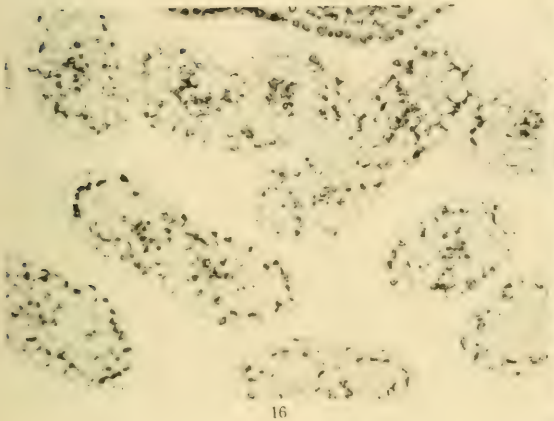
10



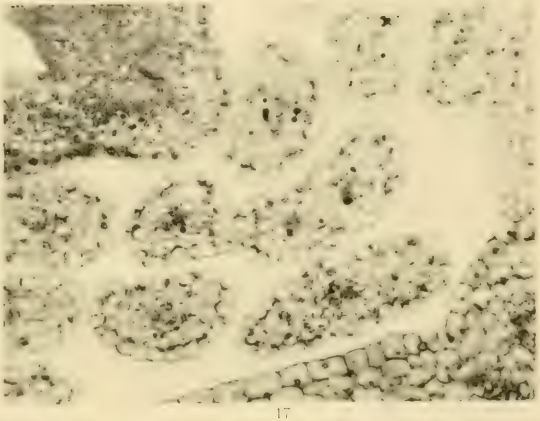
11



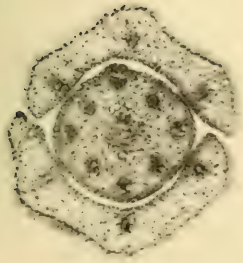
12



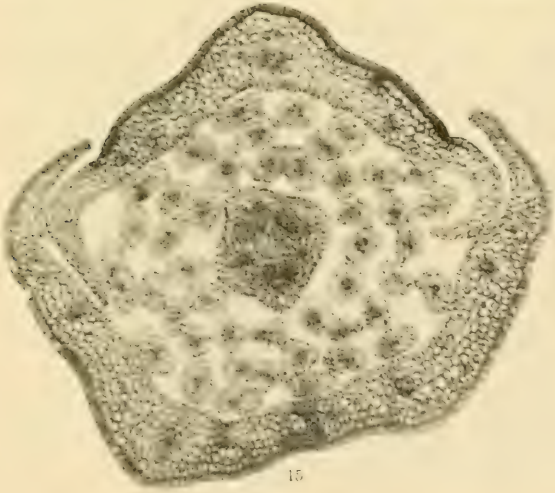
16



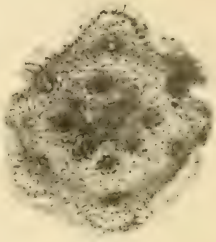
17



13



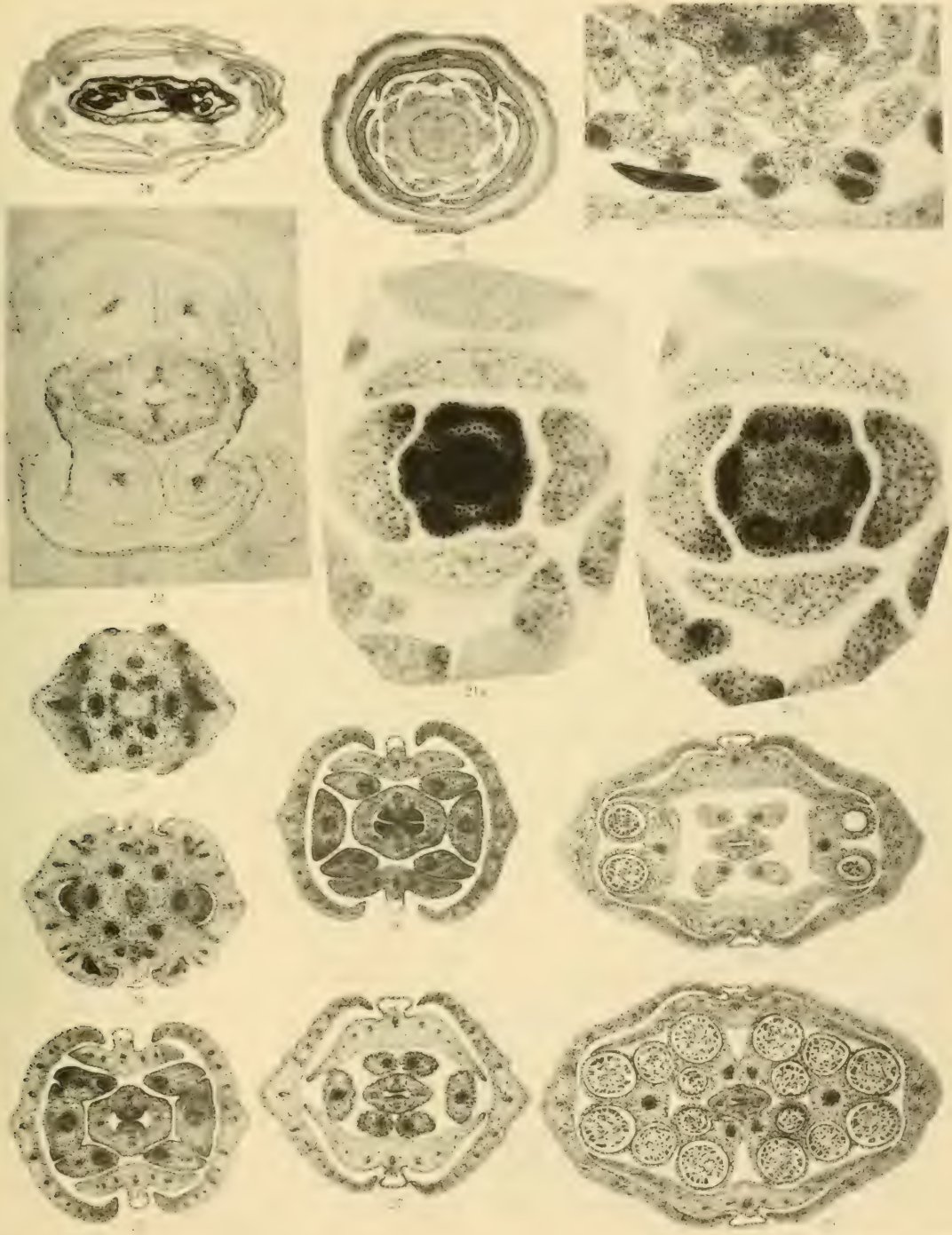
15



14

Cederquists Graf. A.-B., Sthlm.

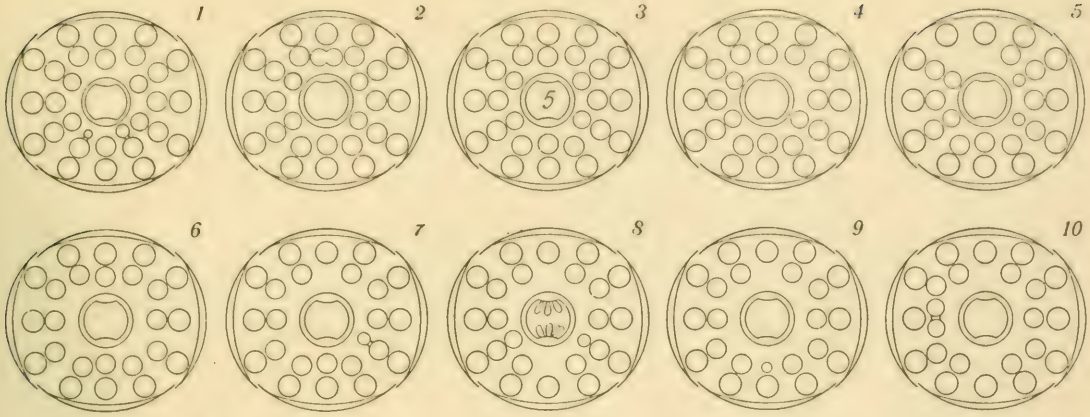
10—14. Macleaya microcarpa. — 15—17. M. cordata.

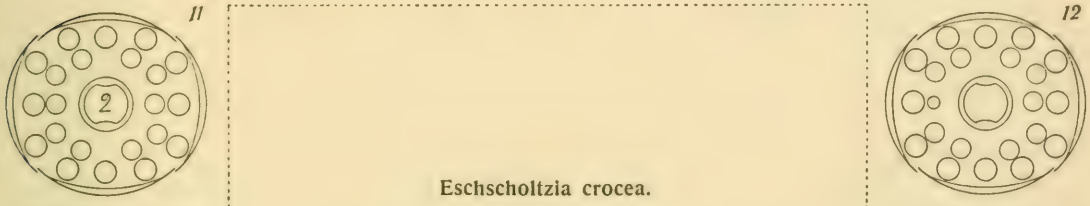


Cederquists Graf. A.-B., Sthlm.

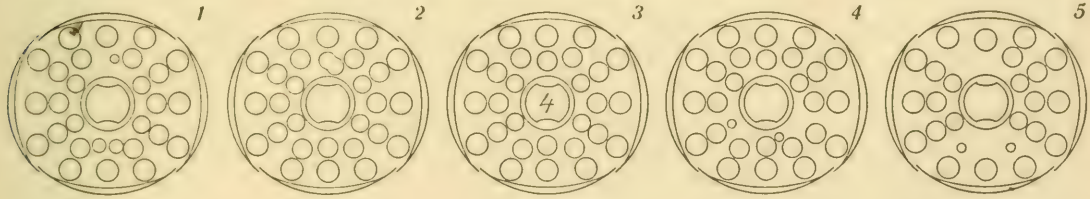
18. Meconella oregana. — 19. Hesperomecon linearis. — 20. Platystemon californicus. 21 a & b. Hypecoum procumbens. — 22. Dicentra eximia. — 23—29. D. spectabilis.

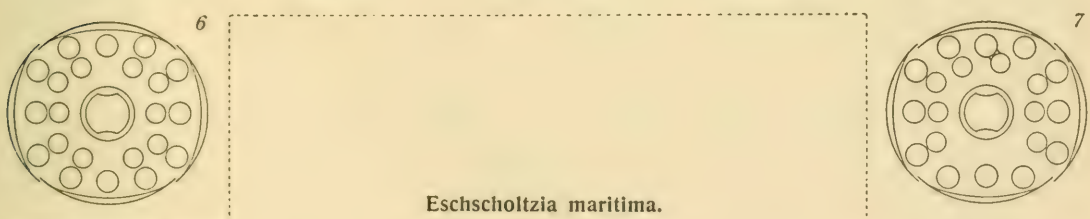
Eschscholtzia californica.



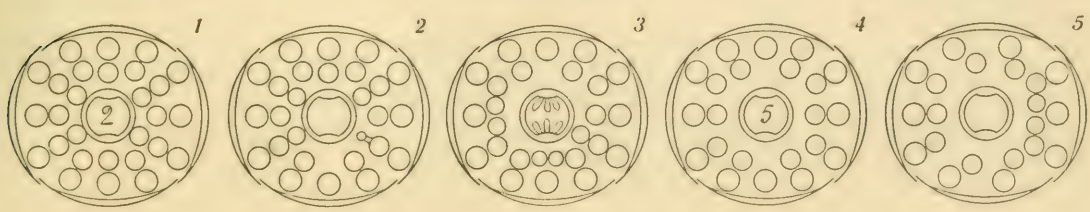


Eschscholtzia crocea.



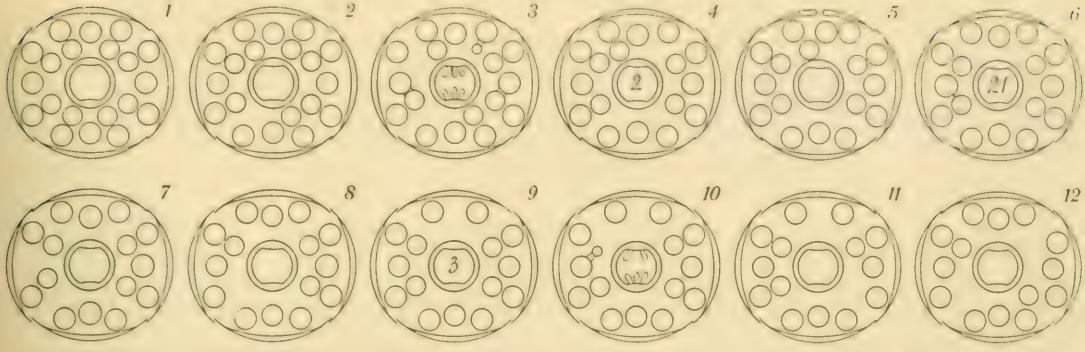


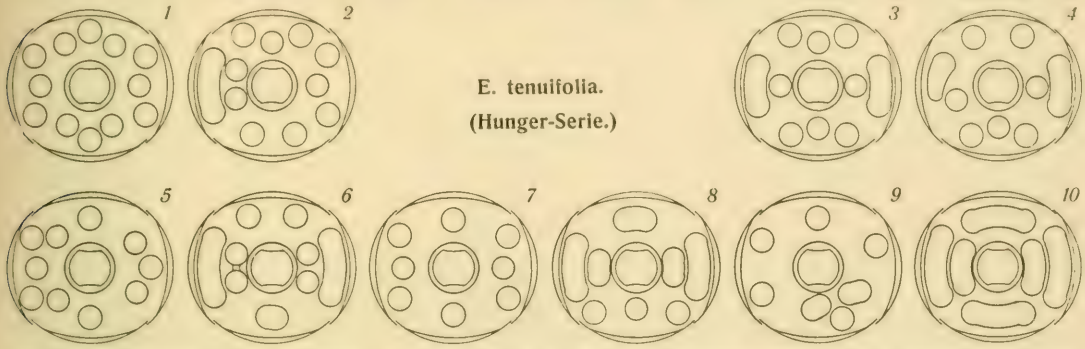
Eschscholtzia maritima.



Cederquists Graf. A.-B., Sthlm.

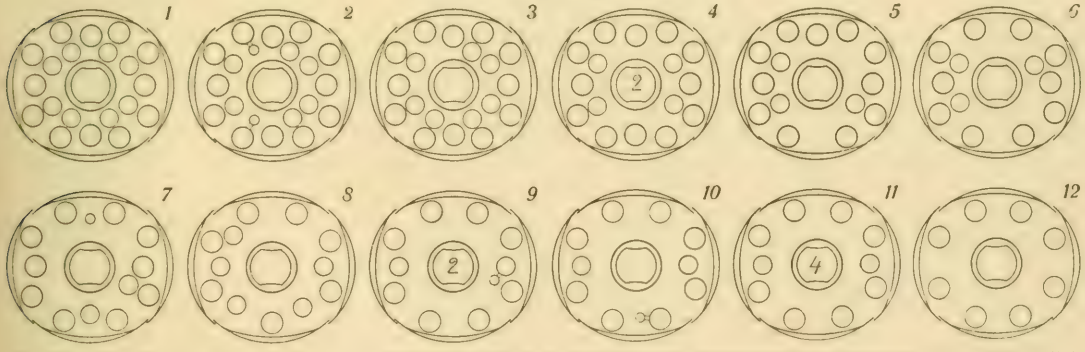
Eschscholtzia tenuifolia.



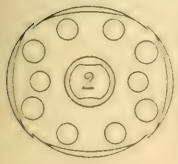


E. tenuifolia.
(Hunger-Serie.)

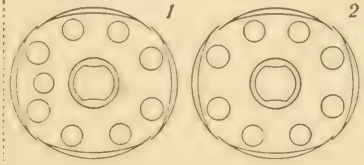
Eschscholtzia cæspitosa.



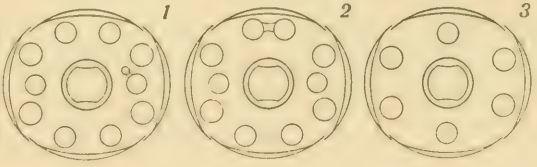
E. modesta.



E. micrantha.



E. micrantha var. fusigemmata.



Cederquists Graf. A.-B., Sthlm.

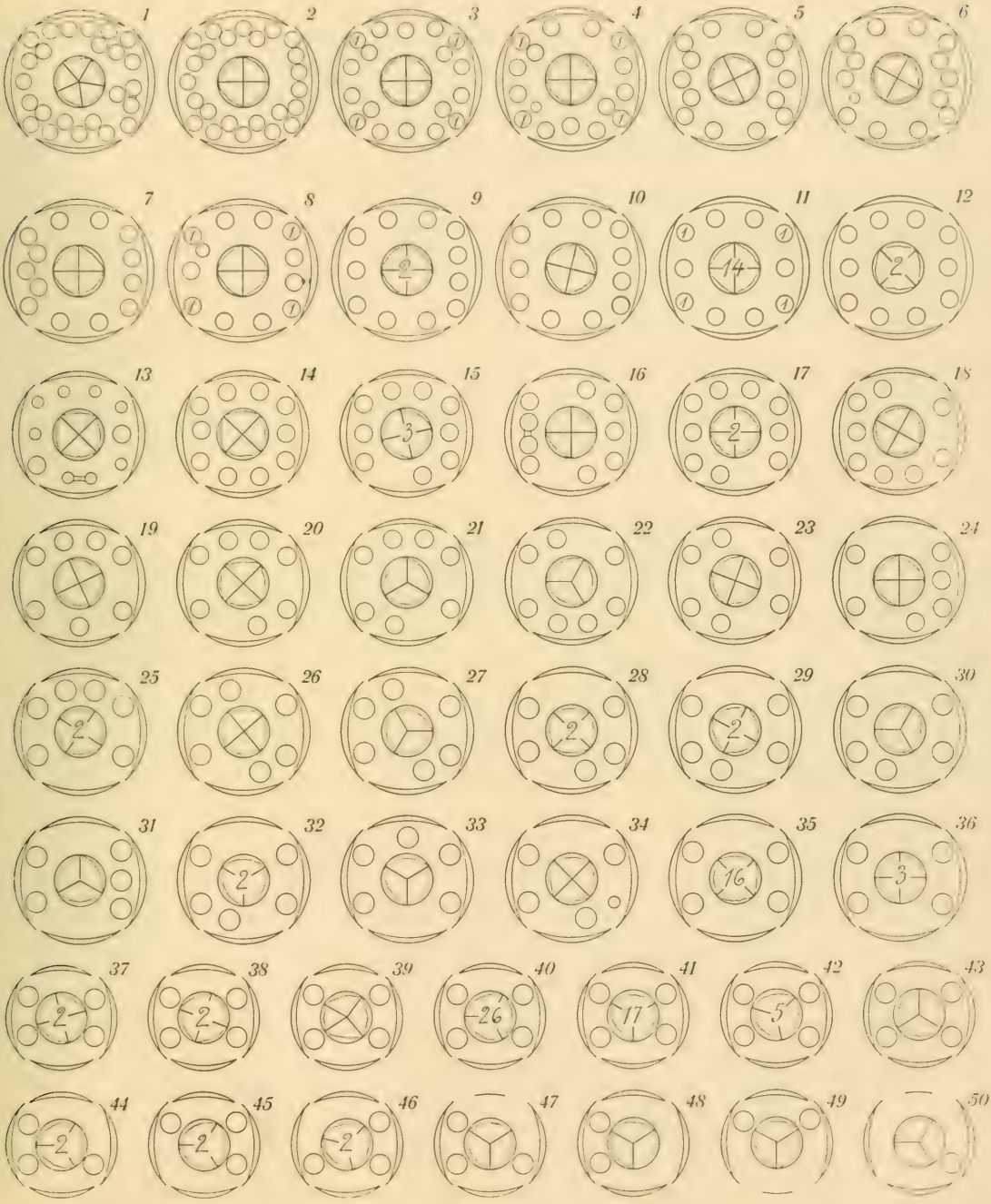
Papaver somniferum, I.

Cederquists Graf. A.-B., Sthlm.

Papaver somniferum, II.

Cederquists Graf. A.-B., Sthlm.

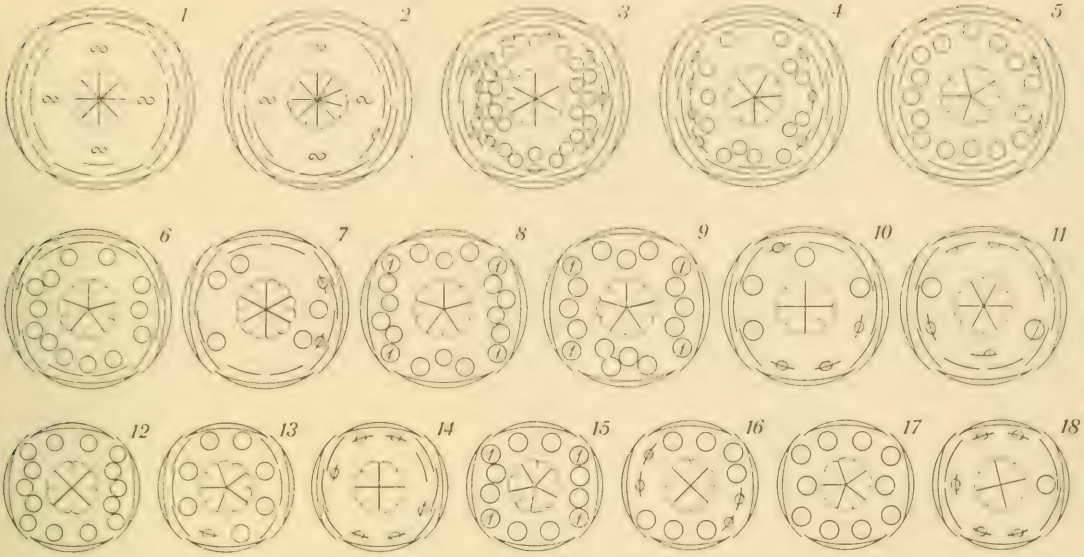
Papaver Argemone.



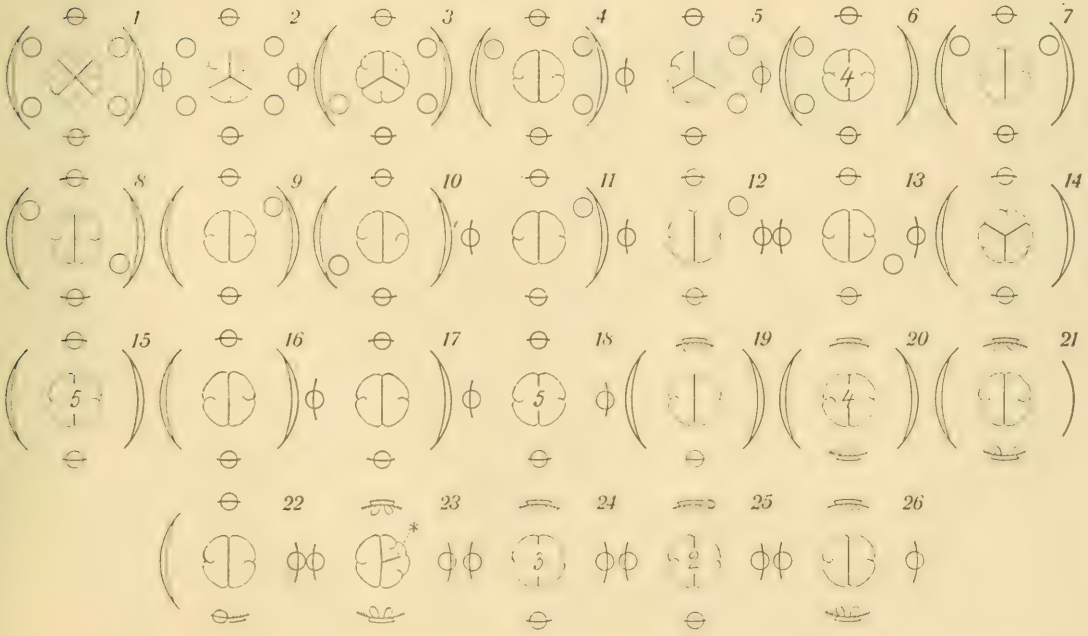
Cederquists Graf. A.-B., Sthlm.

Papaver hybridum.

Papaver Rhoeas.

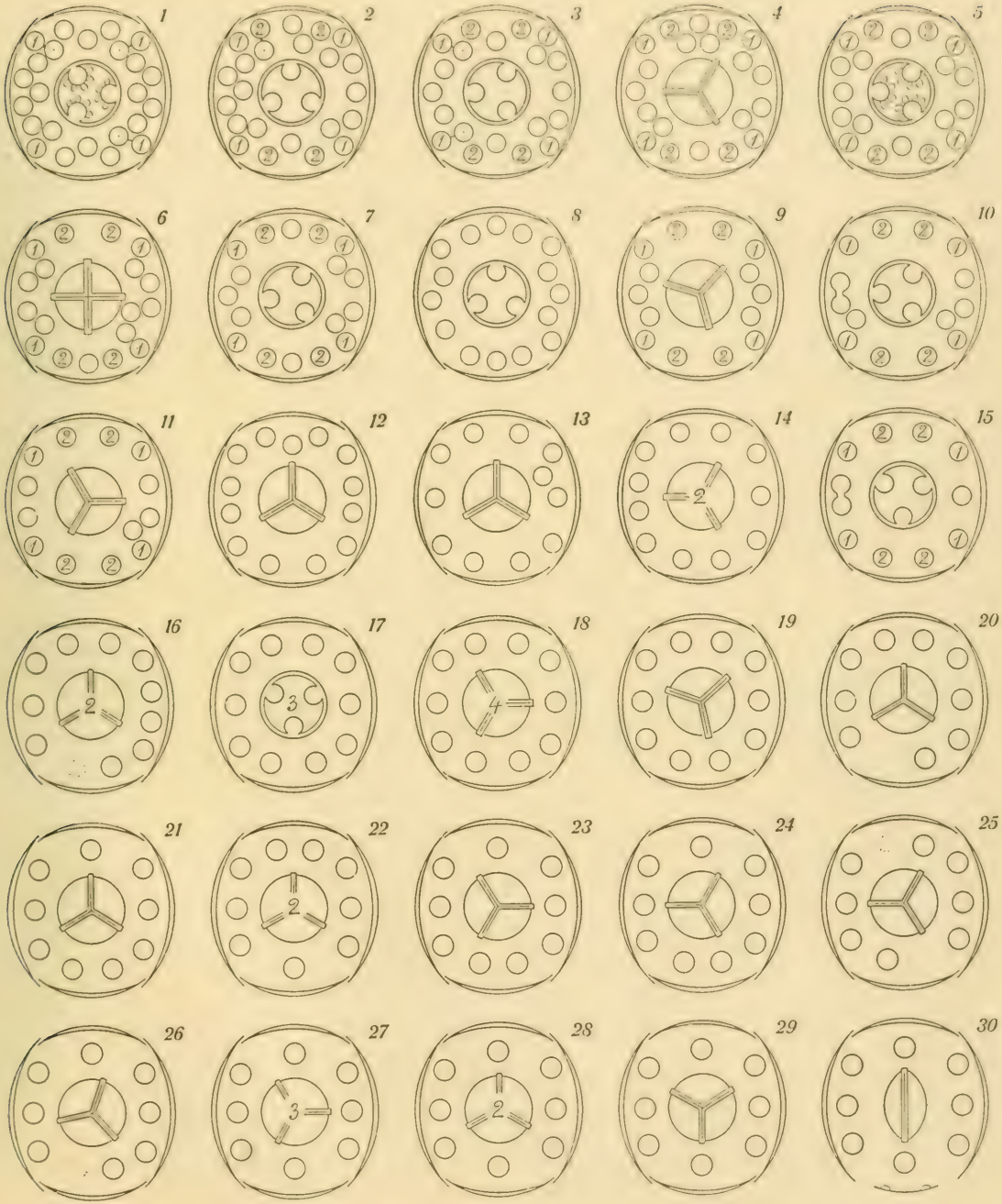


P. Rhoeas f. subintegrum.
(Hunger-Serie).



Cederquists Graf. A.-B., Stholm.

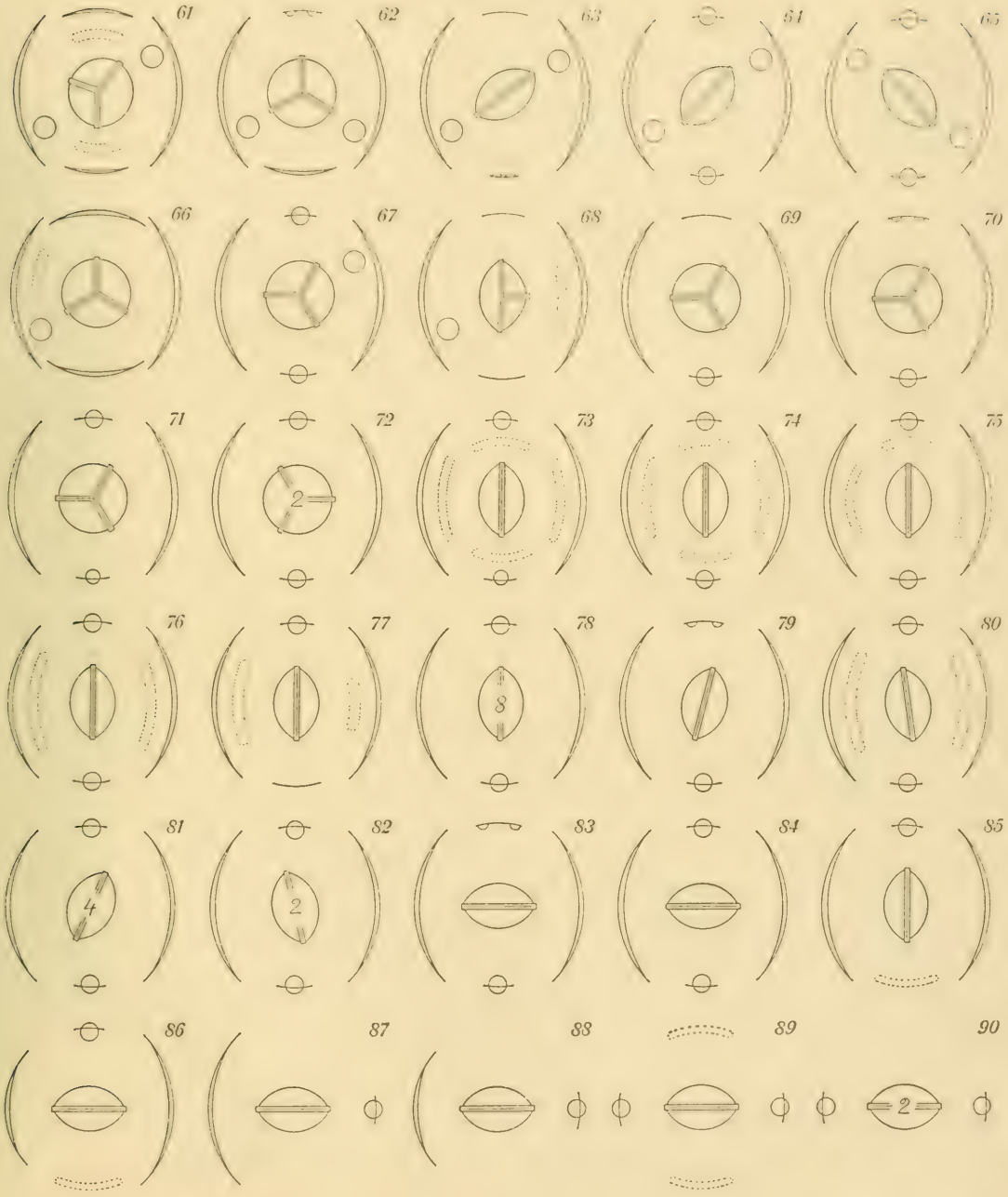
Roemeria hybrida, I.



Centerpress Graf. A.-B., Stockholm.

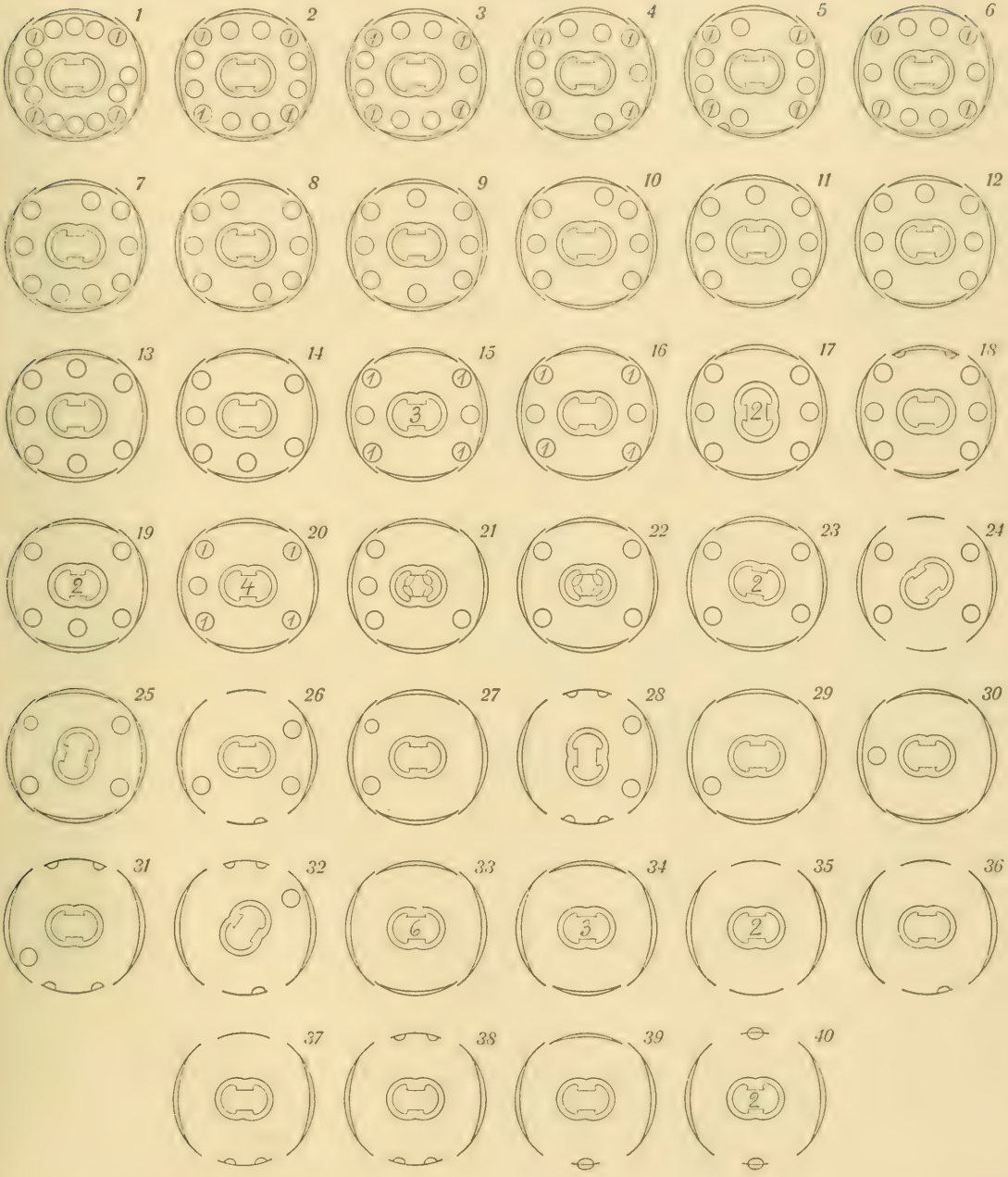
Roemeria hybrida, II.

Roemeria hybrida, III.



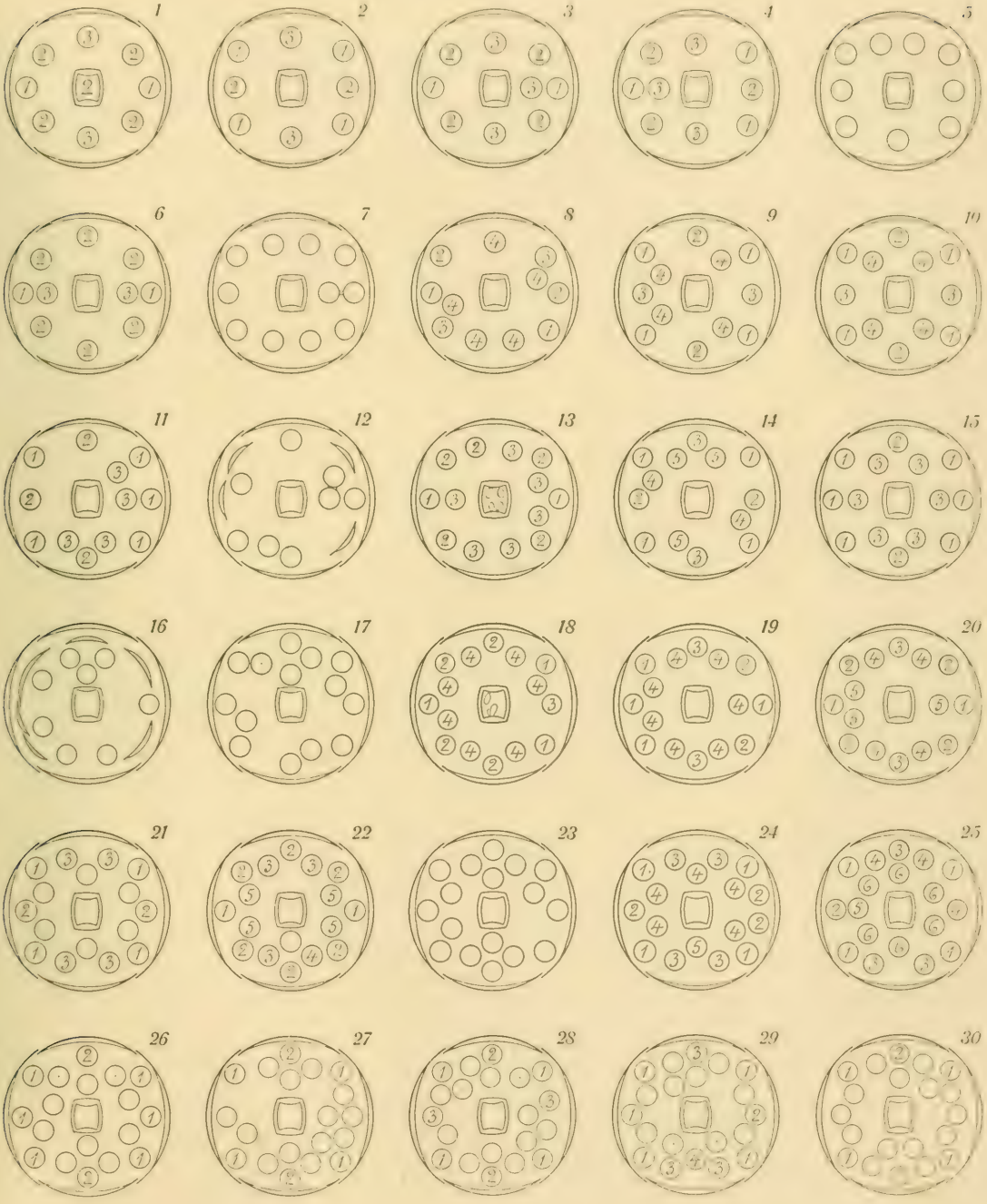
Cederquists Graf. A.-B., Sthlm.

Glaucium corniculatum.

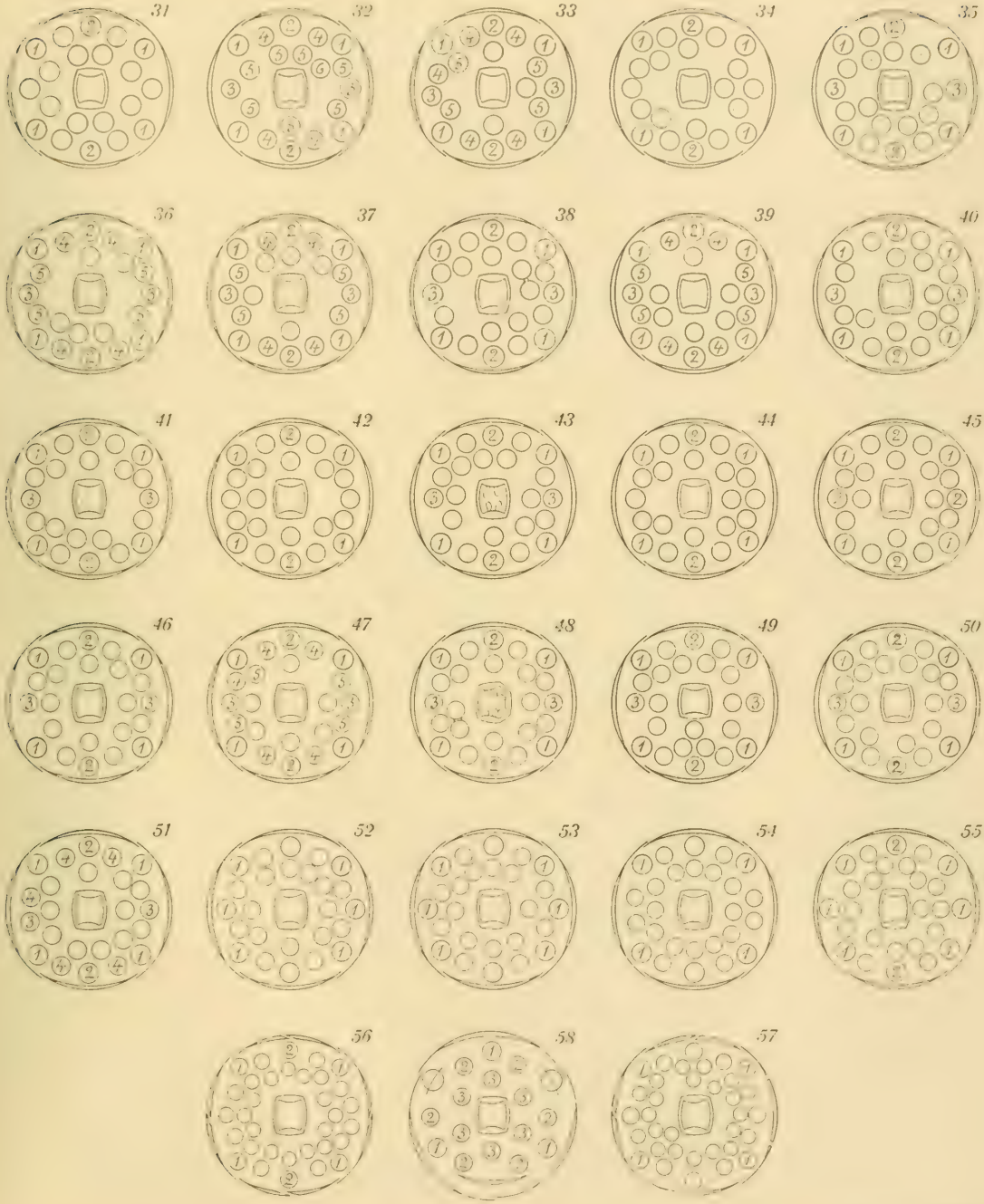


Cederquists Graf. A.-B., Sthlm.

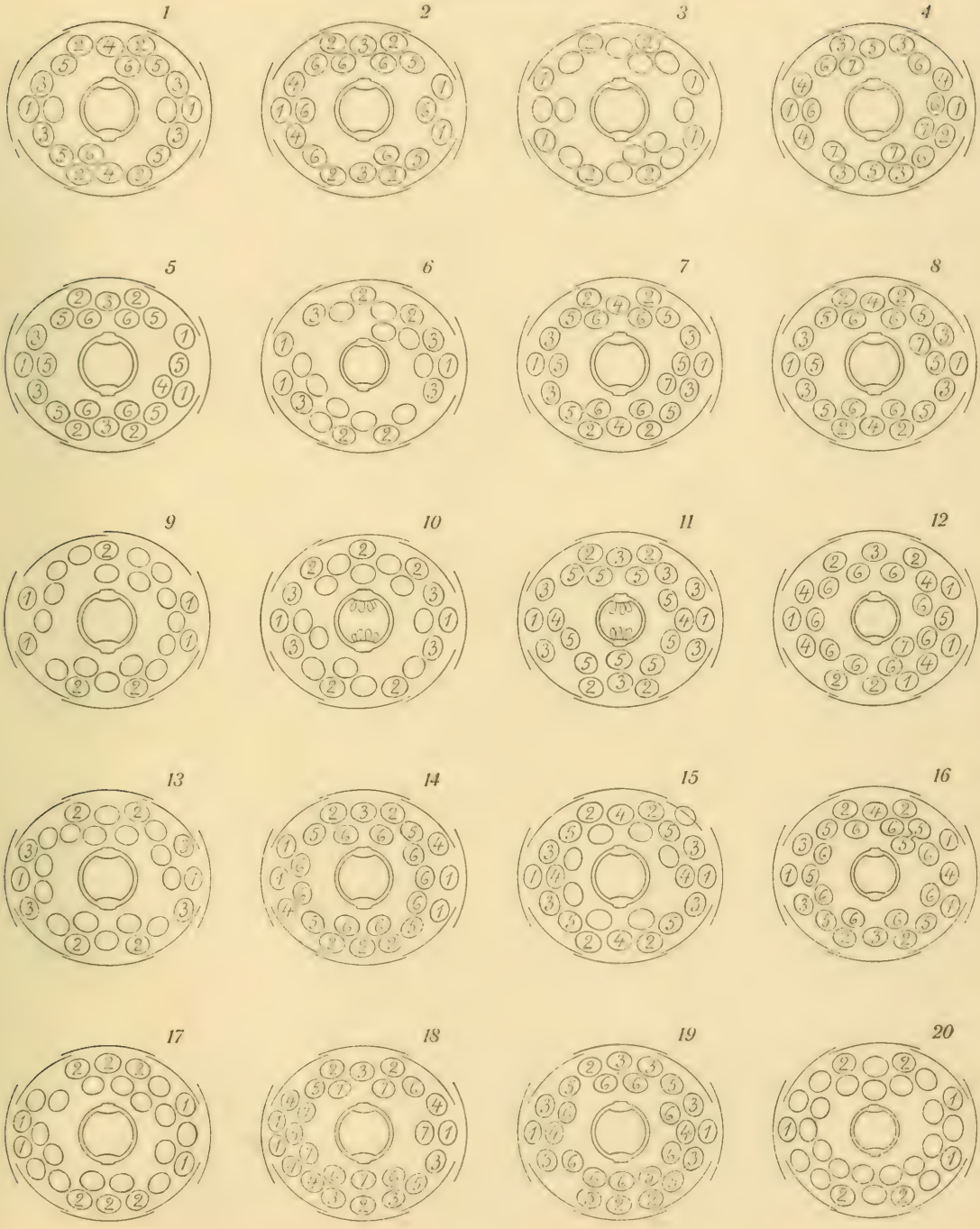
Chelidonium majus, I.



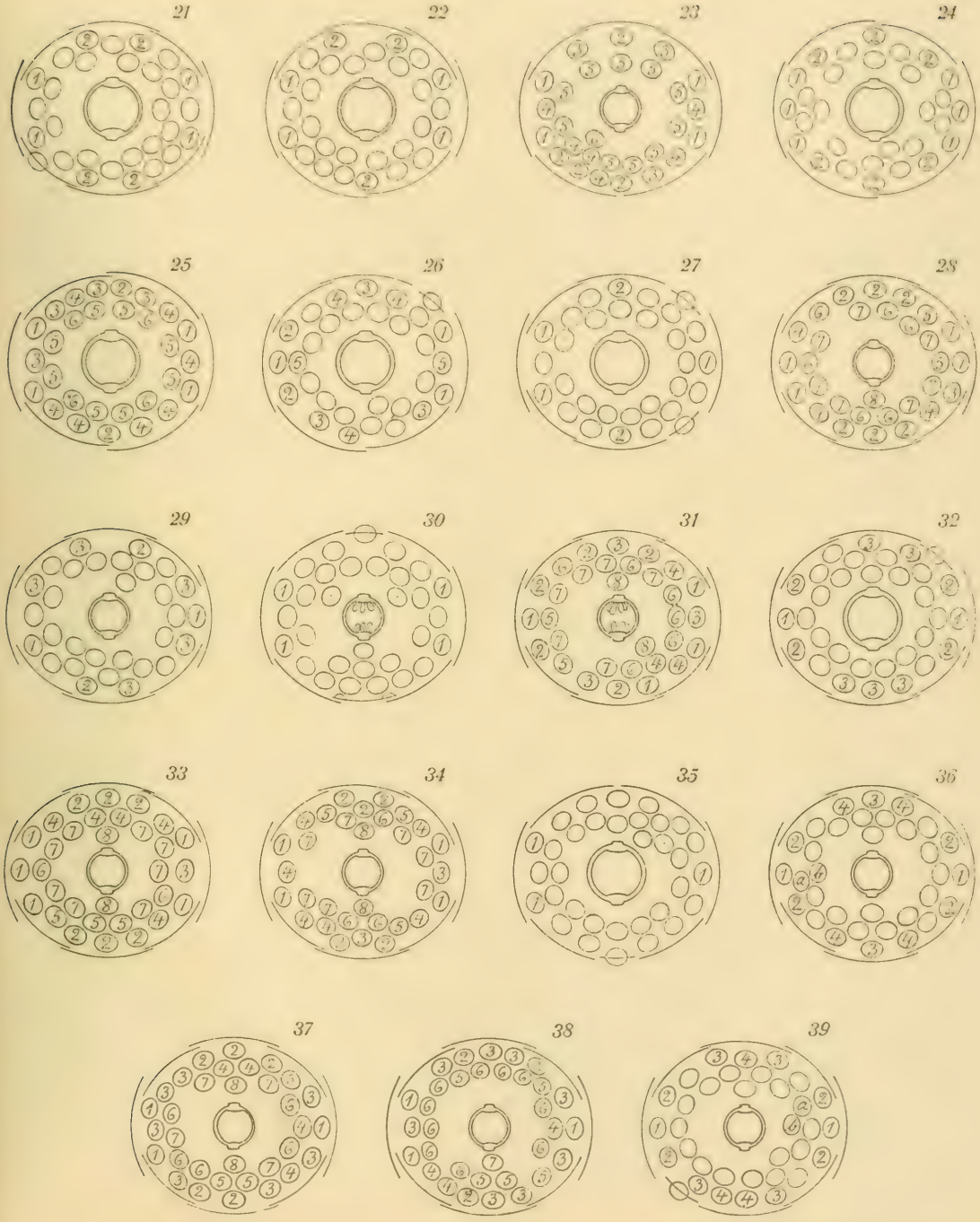
Chelidonium majus, II.



Sanguinaria canadensis, I.

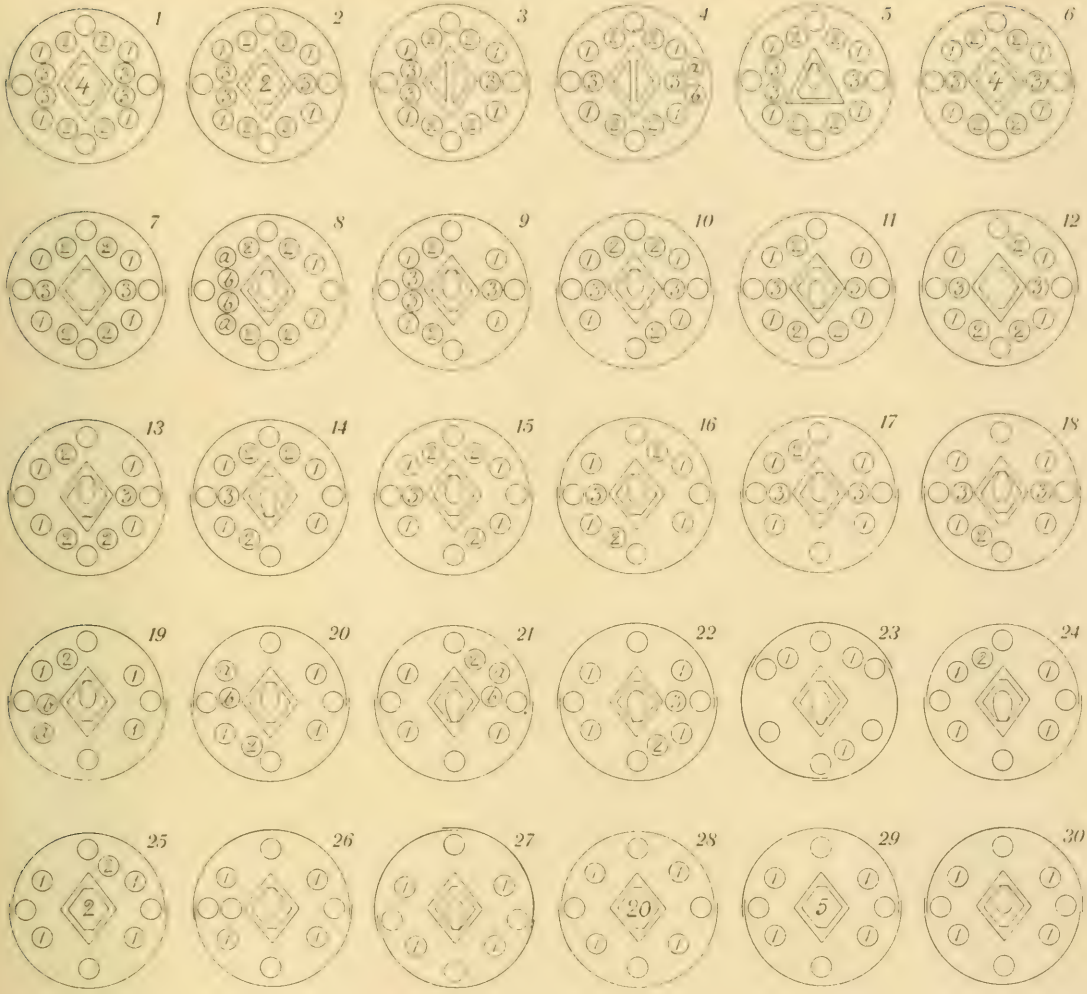


Sanguinaria canadensis, II.

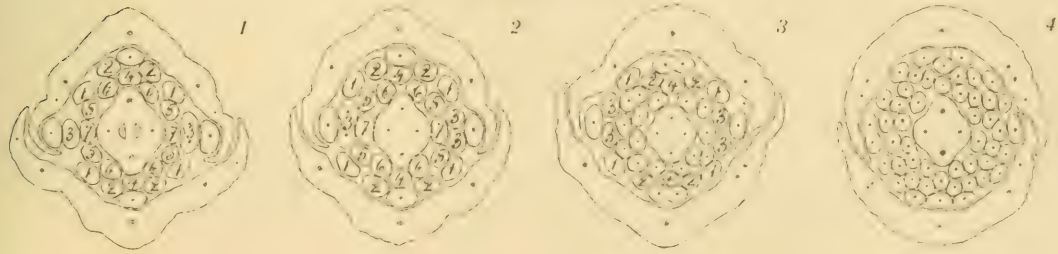


Cederquists Graf. A.-B., Sthlm.

Macleaya microcarpa.

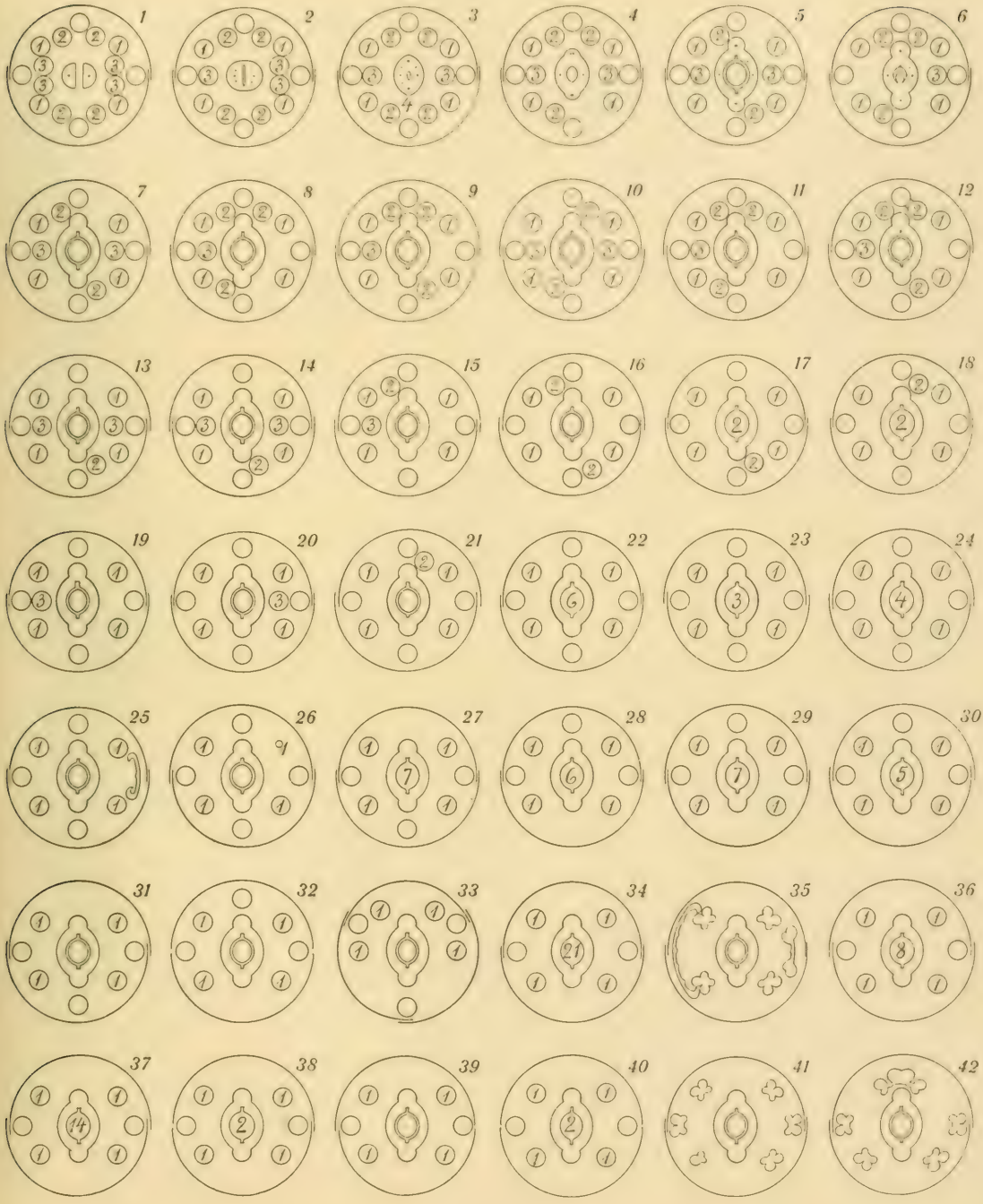


Macleaya cordata.

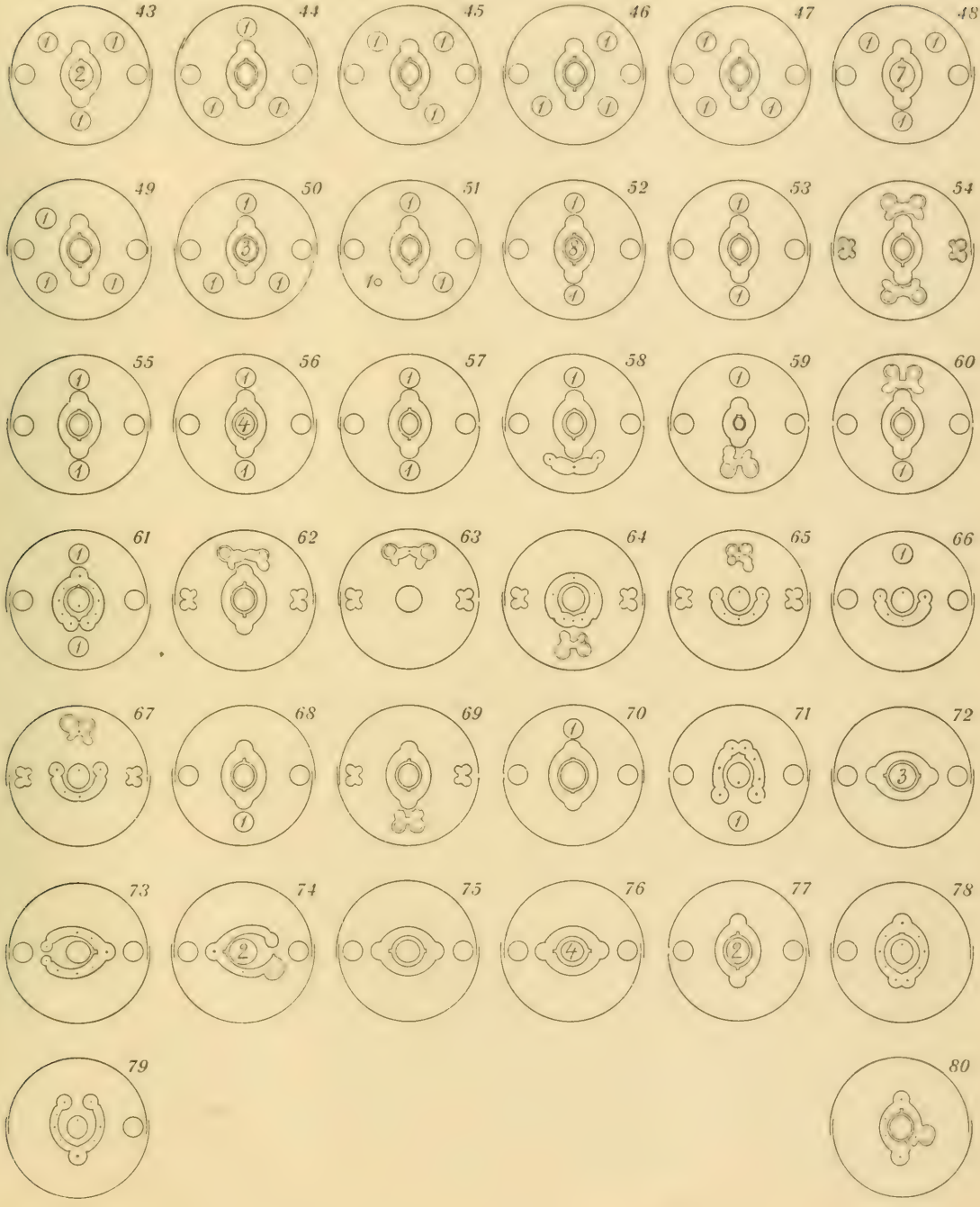


Oberquists Graf. A.-B., Sthlm.

Bocconia frutescens, I.



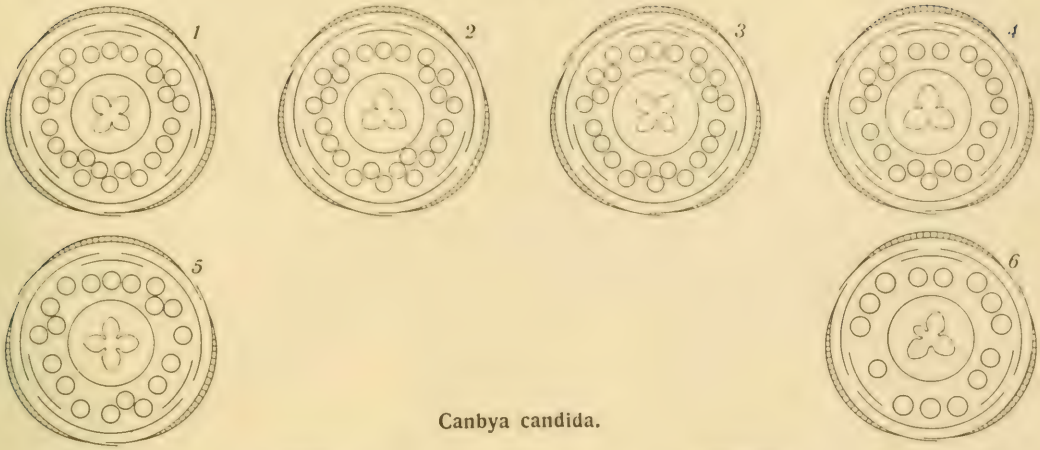
Bocconia frutescens, II.



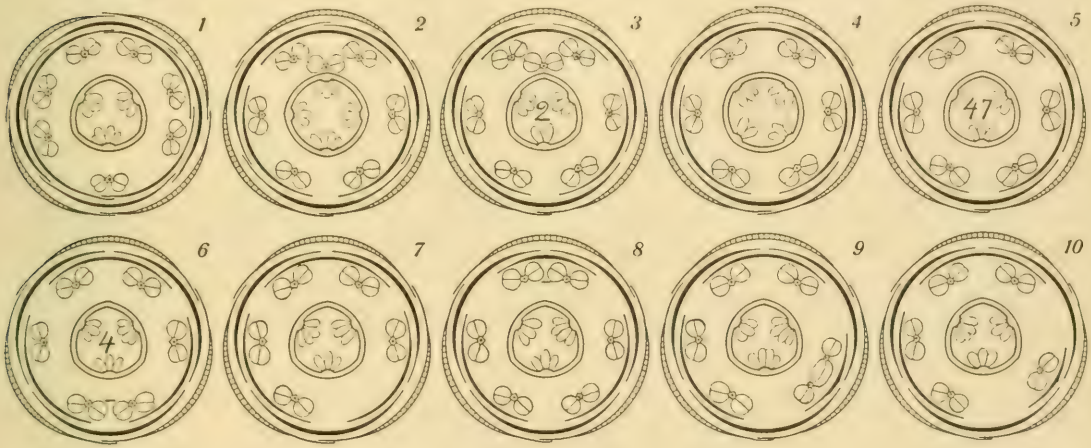
Cederquists Graf. A.-B., Sthlm.

Argemone mexicana.

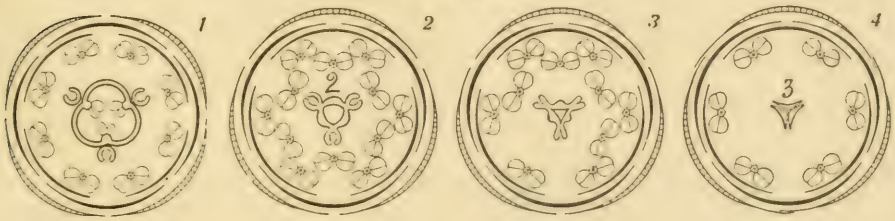
Argemone platyceras.



Canbya candida.

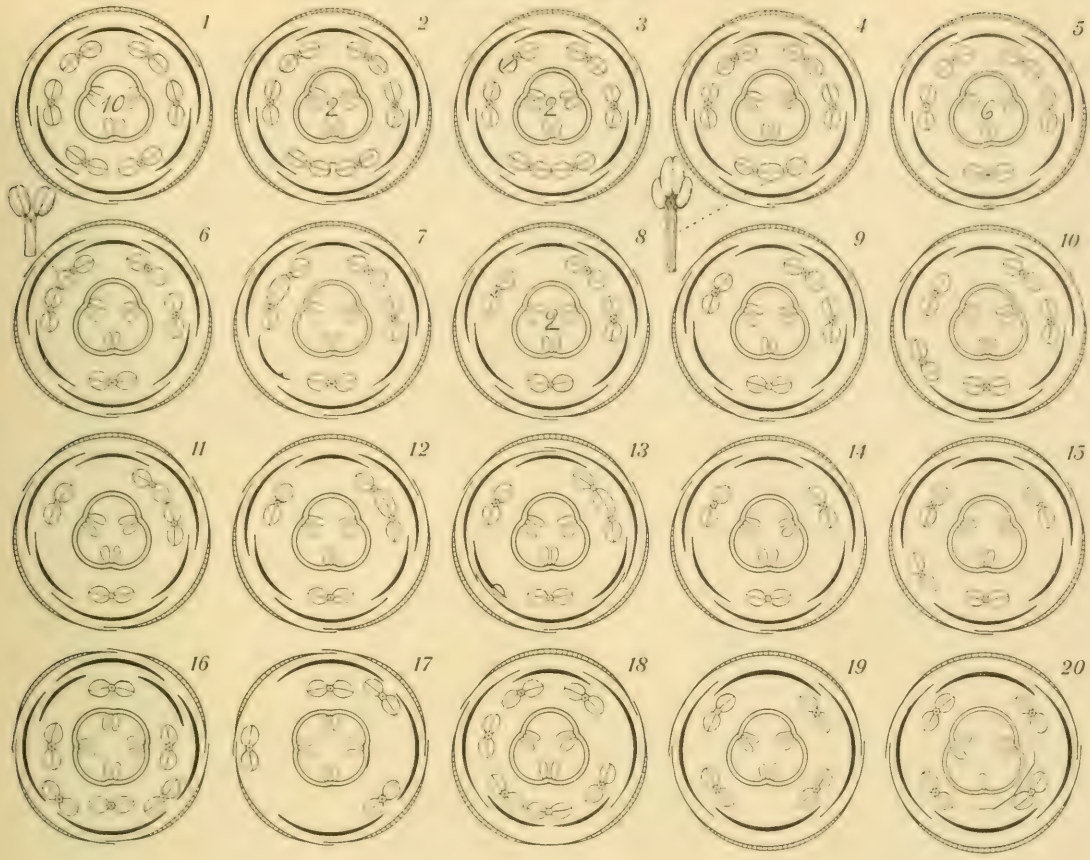


Canbya aurea.



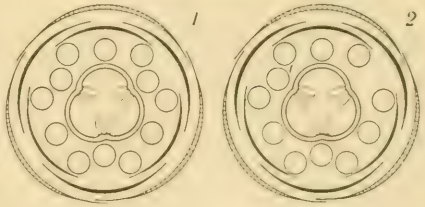
Centerquist's Graf. A.-B., Sthlm.

Meconella oregana.

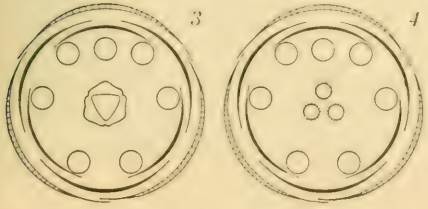


Meconella denticulata.

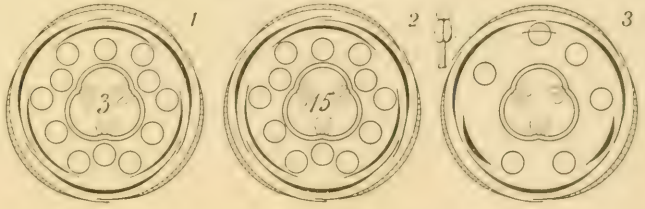
M. octandra.



M. octandra.



Meconella californica.

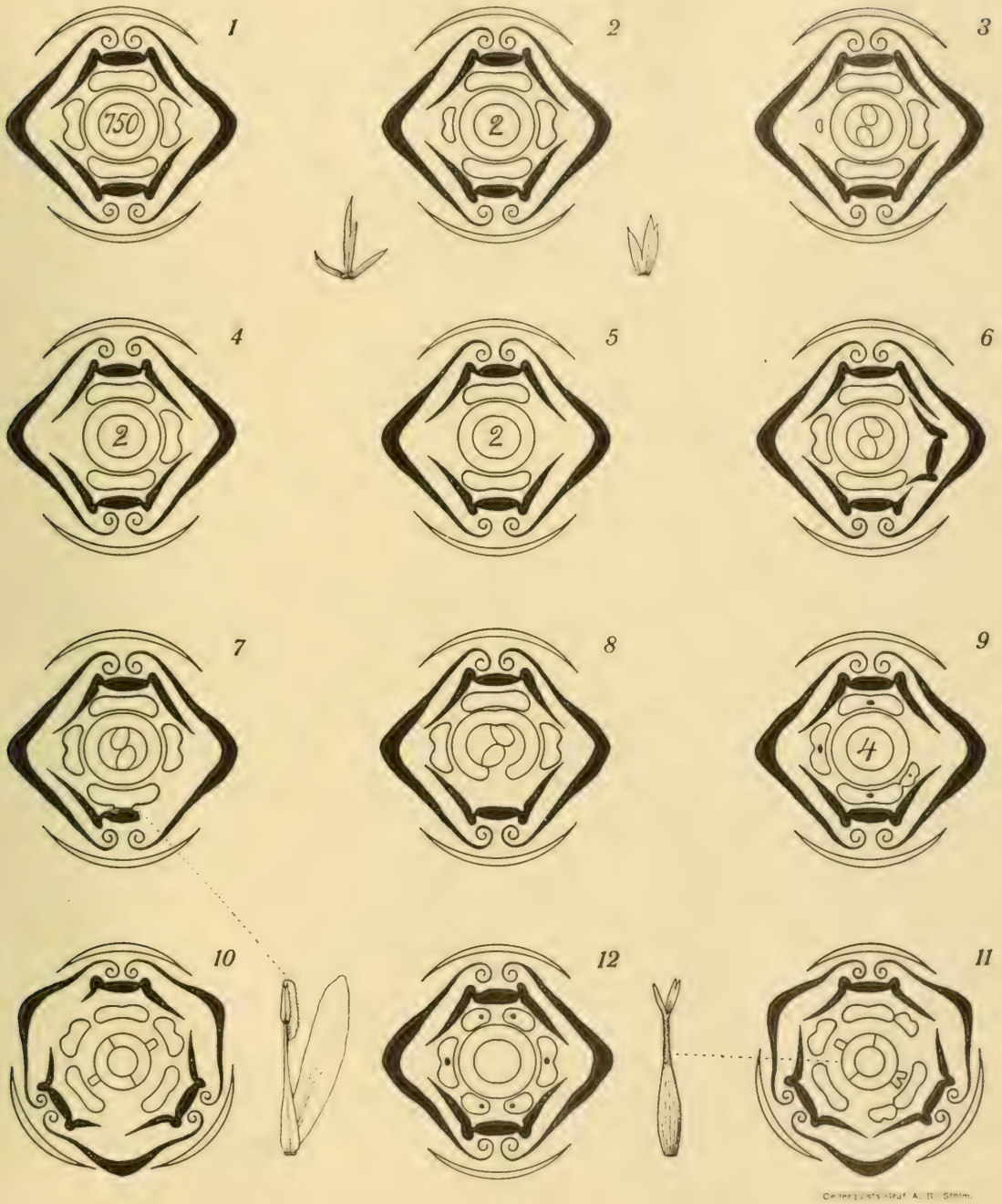


Cederquists Graf. A.-B., Sthlm.

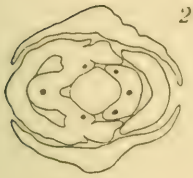
Hesperomecon linearis.

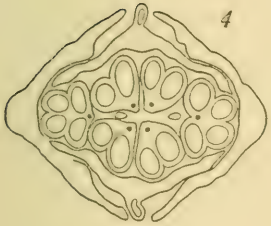
Gebergulska Graf. A.-B., Stolm.

Hypecoum procumbens.

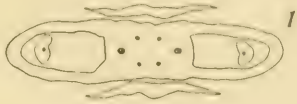


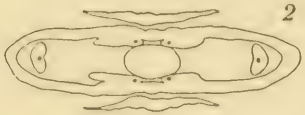
Corydalis lutea.

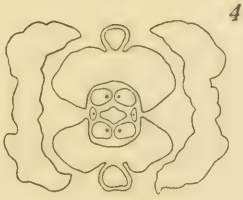


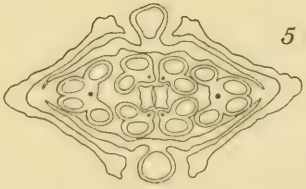


Dicentra eximia.

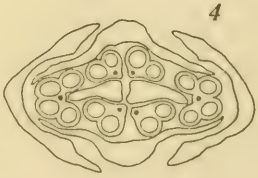




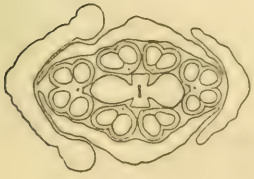




Adlumia fungosa.

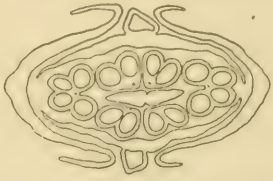


Fumaria spicata.



Corydalis vaginans.

Sarcocapnos enneaphylla.



Uppsala 1912. Almqvist & Wiksells Boktryckeri-A.-B.

3 5185 00069 1541